DAS MUNDDACH DER SCHLANGEN UND SCHILDKRÖTEN

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE DER
HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT DER
FRIEDRICH ALEXANDERS-UNIVERSITÄT
ERLANGEN

VORGELEGT

VON

KARL THÄTER
AUS NÜRNBERG

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

TAG DER MÜNDLICHEN PRÜFUNG: 9. DEZEMBER 1909

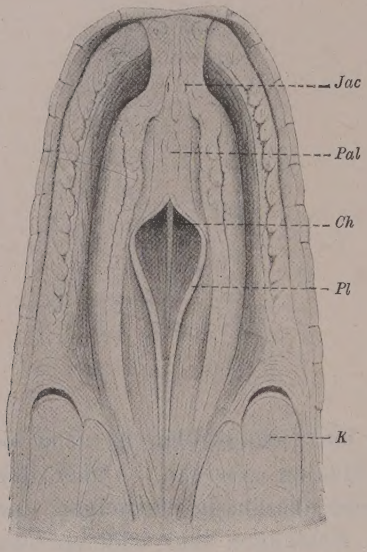
LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1910

255

Das Munddach der Schlangen und Schildkröten ist noch nicht oft der Gegenstand eingehender Studien gewesen. Daher dürfte eine erneute Untersuchung wohl nicht überflüssig erscheinen, zumal die Arbeiten über den Gaumen der Schlangen sehr widersprechend lauten. So erwähnt GEGENBAUR (1878), daß bei Schlangen der harte, die Nasenhöhle von der Mundhöhle scheidende Gaumen am wenigsten entwickelt sei. BUSCH (1898) leugnete im Gegensatz hierzu das Auftreten eines Gaumens bei den Schlangen, während GÖPPERT (1901) angibt, die Ophidier besitzen einen fertig gebildeten Gaumen (Fig 1, *Pal*), der die Ductus naso-pharyngei ventralwärts abgrenzt. 1879 stellte BORN über die Entwicklung der Nasenhöhle und des Gaumens bei den Schlangen genaue embryologische Studien an. Vor zwei Jahren bestätigte FUCHS deren Richtigkeit und trat neuerdings dafür ein, daß bei den Schlangen und Schildkröten das primäre Munddach durch Verwachsung während der Embryonalzeit in einer Weise abgeändert wird, welche zu der bisher als sekundärer Gaumen dieser Tiere bezeichneten Umbildung führt. Die entgegengesetzten Meinungen in der Literatur veranlaßten mich, auf den Rat meines hochverehrten Lehrers Dr. A. FLEISCHMANN dieses Gebiet noch einmal einer genauen Nachprüfung zu unterziehen. Herr Professor FLEISCHMANN stellte mir die Sachlage nnd die Notwendigkeit dar, die einzelnen Phasen der Entwicklungsgeschichte des Munddaches genau zu verfolgen, besonders exakte Modelle nach Quer-

schnitten zu konstruieren, damit sicher festgestellt werde, ob man den Ausdruck »sekundärer Gaumen« mit Recht auf die Konfiguration des Munddaches der Schlangen anwenden dürfe. Ferner riet er mir, die von Fuchs behauptete »ausgiebige Verwachsung« der absteigenden Choanengangschenkel und der Choanenspalten in embryonaler Zeit nochmals zu kontrollieren, da ihm diese Angabe recht zweifelhaft erscheine.

Fig. 1.



Dach der Mundhöhle von *Python tigris* nach der Deutung von E. Göppert. 1/1.
Ch Choane; *Jac* Jacobsonsches Organ; *K* Kaumuskel; *Pal* sekundärer Gaumen; *Pl* Schleimhautfalte des Gaumenrandes.

Nach diesen Leitlinien habe ich während des Wintersemesters 1908/1909 und des Sommersemesters 1909 im zoologischen Institut zu Erlangen gearbeitet. Erwachsene und embryonale Schlangen, sowie Embryonen von *Chrysemys marginata* standen mir reichlich zur Verfügung. Ich ordnete sie nach ihrem äußeren Aussehen und ihrer Größe in verschiedene Gruppen. Bei den Schlangen maß ich die Entfernung vom Mittelhirn bis zur Schnauzenspitze, um wenigstens auf diese Weise einen Anhaltspunkt zur Beurteilung des Größenunterschiedes der so stark spiralig eingerollten Embryonen zu erhalten. Diese Entfernung werde ich kurzweg als Mittelhirn-Schnauzenlänge (*MSl*) bezeichnen. Die Anfertigung der Modelle und Schnittserien geschah in der von Aulmann (Morpholog. Jahrbuch, Bd. XXXIX) erst kürzlich geschilderten Weise. An allen Serien habe ich eine Definierebene angebracht und dieselbe auch an den abgebildeten Schnitten eingetragen.

Bevor ich mit der Darstellung meiner Beobachtungen beginne, möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Prof. Dr. Albert Fleischmann für die unermüdliche Unterstützung und Förderung meiner Arbeit meinen aufrichtigsten Dank aussprechen. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. Zander, der mir in liebenswürdiger Weise technische Schwierigkeiten überwinden half.

I. Tropidonotus natrix.

1. Eigene Beobachtungen.

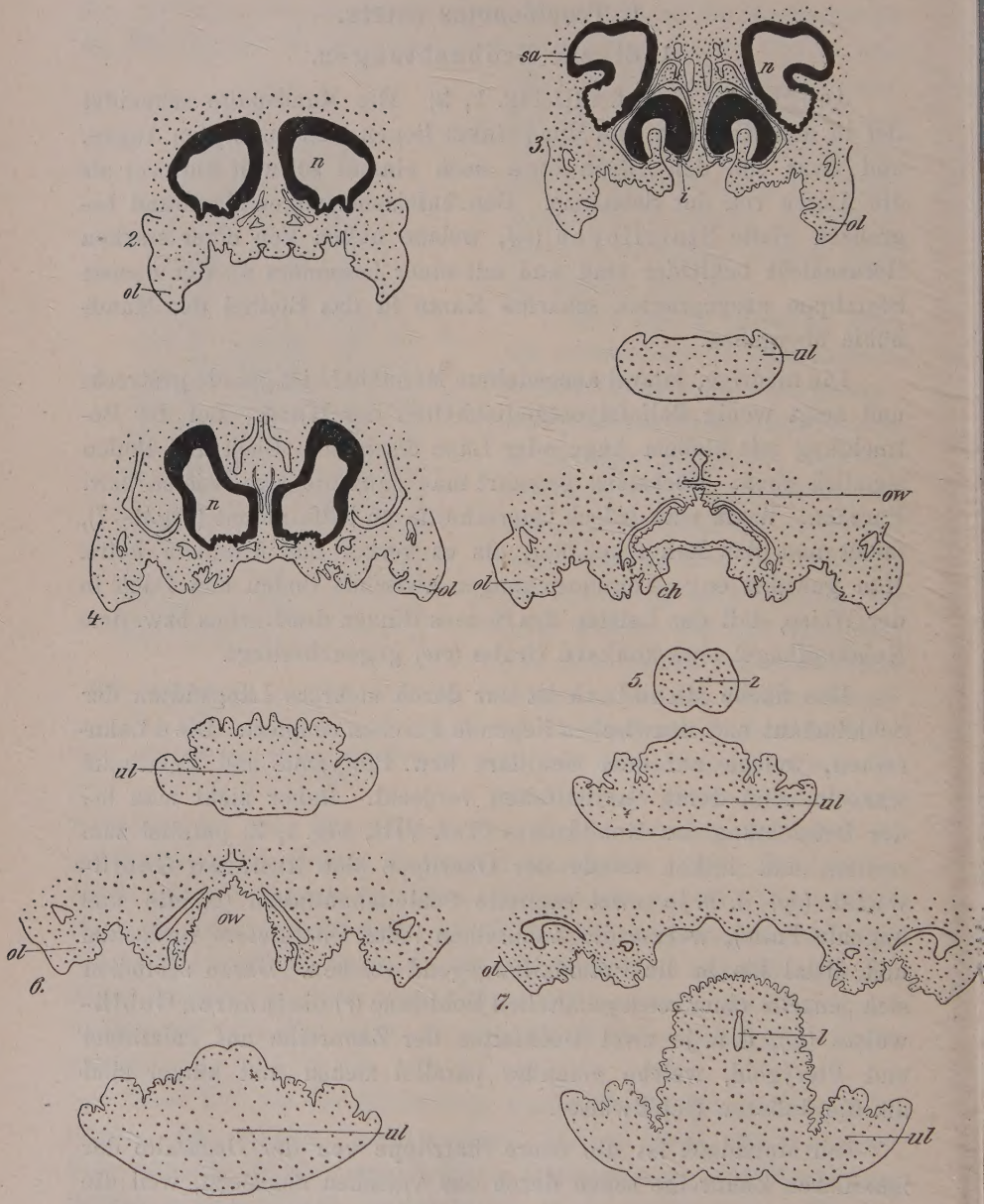
Junges Tier. (Taf. VIII Fig. 1, 2) Die Mundspalte schneidet tief in den Kopf ein; die Mundwinkel liegen weit hinter den Augen, und zwar von den Augen etwa noch einmal so weit entfernt als die Augen von der Schnauze. Den hufeisenförmigen Mundrand begrenzen glatte Starrlippen (*sl*), welche außen von einer starken Hornschicht bekleidet sind und mit einer besonders an der oberen Starrlippe ausgeprägten scharfen Kante in das Epithel der Mundhöhle übergehen.

Die niedrige, lateral ausgedehnte Mundhöhle ist gerade gestreckt und zeigt wenig Reliefeigentümlichkeiten der Wand. Bei der Betrachtung mit bloßem Auge oder Lupe erscheinen Dach und Boden ziemlich eben. Höchstens gewahrt man ganz niedrige Leisten bzw. Furchen. Wenn man jedoch Querschnitte zu Hilfe nimmt (Fig. 2—7), findet man das Relief belebter, als es vorher den Anschein hatte. Man gewahrt enge Formbeziehungen zwischen Boden und Dach in der Weise, daß den Leisten des Bodens Rinnen des Daches bzw. dem Kehlkopfhügel eine konkave Grube (*ow*) gegenüberliegt.

Das flache Munddach ist nur durch mehrere Längsfalten der Schleimhaut und dazwischen liegende Furchen coupiert. Die 4 Zahnreihen, welche auf dem Maxillare bzw. Pterygoid und Palatinum wurzeln, sind durch Sagittalfalten verdeckt. Daher sieht man bei der Betrachtung des Munddaches (Taf. VIII, Fig. 1, 2) parallel zum rechten und linken Rande der Oberlippe den äußeren Gebißwulst (*ag*) d. h. je zwei sagittale Schleimhautfalten (labiale und linguale Falte), welche die Zahnreihen jedes Oberkiefers verdecken und distal bis in die Prämaxillargegend reichen. Daran schließen sich jenseits einer reich gefältelten Hohlrinne (*r*) die inneren Gebißwülste (*ig*), d. h. je zwei Deckfalten der Zahnreihe auf Palatinum und Pterygoid, welche einander parallel ziehen und kürzer sind als die äußeren Gebißwülste.

Am Munddach ist die obere Starrlippe von der Deckfalte der maxillaren Zahnreihe schon durch das Aussehen abgesetzt, weil die starre Oberlippe mit verhornter, in Schilder zerlegter Epidermis bekleidet wird, während die Deckfalte eine weißliche Färbung zeigt. Am Mundboden grenzen sich untere Starrlippe und Deckfalte nicht so deutlich ab. Die Gebißwülste alternieren. Der untere Gebiß-

Fig. 2—7.



Querschnitte durch die Mundrachenhöhle von *Tropidonotus natrix*. Embryo von 8,5 mm *MSl*. Vergr. 10/1.

Abstand der Schnitte: 2—3 = 1120 μ Abstand der Schnitte 5—6 = 400 μ
3—4 = 800 μ 6—7 = 1600 μ
4—5 = 880 μ

ch Choane; *i* Jacobsonsches Organ; *l* Larynx; *n* Nasenschlauch; *ol* Oberlippe; *ow* Orbitalgewölbe; *sa* Sakter; *ul* Unterlippe; *z* Zunge.

wulst ragt bei geschlossenem Maule in die dorsale Hohlrinne (*r*) zwischen dem äußeren und inneren Gebißwulst.

Der Umstand, daß die Zahnreihen von Falten umgeben sind, hängt jedenfalls mit dem Verschlingen großer Nahrungsbissen zusammen; denn der in den Deckfalten sich aussprechende Überschuß von Schleimhaut wird dazu dienen, die Erweiterung der Mundhöhle zu unterstützen und das am fressenden Tier zu beobachtende Auseinanderweichen der Zahnreihen bzw. der sie stützenden Knochen zu ermöglichen, so daß die Wand der Mundhöhle bequem über ein großes Beutetier gespannt werden kann.

Innerhalb der inneren Gebißwülste sieht man den dorsal emporddringenden Hohlraum des Orbitalgewölbes (Taf. VIII, Fig. 1, 2, *ow*), der etwa unterhalb der Augen die höchste Krümmung erreicht. Querschnitte zeigen das Orbitalgewölbe hinten an den Mundwinkeln flach (Fig. 7) und vorn stark gekrümmt (Fig. 6). Ein scharfer Randbogen scheidet das Orbitalgewölbe von einem vorderen, ungefähr spitzwinklig dreieckigen Vomerfeld (Taf. VIII, Fig. 1, 2 *vf*), dessen Seiten von den inneren Gebißwülsten bzw. zwei medial an diese anschließenden zarten Schleimhautfältchen umrahmt werden. Dasselbe ist gewöhnlich (Fig. 1) als »sekundärer Gaumen« der Schlangen bezeichnet worden; doch ziehe ich den Ausdruck Vomerfeld vor, weil er rein sachlich die Tatsache kennzeichnet, daß über diesem Feld die beiden Vomerknochen liegen. In der Mitte des dreieckigen Feldes zieht ein schmaler Streifen (Fig. 2, 3), den Fuchs ohne Grund »Choanenpapille« genannt hat. Hier liegen auch die Mündungen der Jacobsonschen Organe (Fig. 3).

Aus dem Mundboden ragt ein medianer Längshügel (Taf. IX, Fig. 14) in die Lichtung des Orbitalgewölbes. Er trägt die Kehlritze an einem besonders schrägen Oralabfall. Vor der Kehlritze liegt der Eingang in die Zungentasche (*zt*). Die Mundschleimhaut seitlich von diesem Hügel und die Schleimhaut der Rachengegend ist in feine Sagittalfalten gelegt.

Zum Schluß mache ich noch auf die geringe Wölbung des Munddaches und den stark ausgesprochenen flachen Charakter der ganzen Mundhöhle aufmerksam, welche wie ein niedriger transversaler Hohlraum im Kopf eingeschlossen ist und ganz gerade in die Speiseröhre übergeht. Das ist auf den Querschnitten (Fig. 2—7) am Abstande des Munddaches von der Definierebene *d* und auf den Längsschnitten (Taf. IX Fig. 14) an dem parallelen Verlaufe der Mund-

rachenwand, der Luftröhre und der in der Nebentasche verborgenen Zunge direkt abzulesen.

Nasenschläuche. In sehr geringem Abstand dorsal über dem Vomerfelde liegen die einfach gestalteten Nasenschläuche. Von dem äußeren Nasenloch führt der kurze, merkwürdig weite und stark gefaltete Vorhofsabschnitt leicht ansteigend in die Muschelzone. Nahe der äußeren Mündung ist sein Querschnitt rundlich (Fig. 2). Die Nasenschläuche entfalten sich hauptsächlich in dorso-ventraler Richtung und verschmähen es, sich lateral auszubuchten, wie es etwa bei *Platydactylus* Regel ist. Sie erscheinen wie sagittal kurze und transversal schmale Flachsäcke, welche schwach gekrümmt verlaufen, so daß ihr nariner, an die Nasenlöcher schließender Abschnitt etwas gegen die Medianebene biegt, während der choanale Teil sich entgegengesetzt wendet. Der ganze Nasenschlauch scheint nur dem Stammteil der Saurier vergleichbar. An seiner lateralen Wand fällt ungefähr in der Mitte der Höhe eine konkave Einbuchtung auf (Fig. 3), welche etwas schräg narin gegen den dorsalen First verläuft. Durch dieselbe werden 2 Stockwerke kenntlich. Der dorsale Abschnitt biegt sich hinten lateral abwärts und bildet einen kleinen, kurzen Sakter (*sa*). Stammteil und Choanengang sind nicht scharf voneinander geschieden. Die Aulaxnische ist gar nicht angedeutet. Der kleine Sakter hängt fast senkrecht d. h. parallel dem Stammteil herab. Aus der Muschelgegend führt der dorso-ventral erhöhte Choanengang zur Choanenmündung, welche an der oralen Wand des Orbitalgewölbes oberhalb des Randbogens liegt.

Die Choanen sind nicht direkt sichtbar, wenn die Sehachse senkrecht auf das Munddach gerichtet ist, weil sie durch den scharfen Rand der Bogenfalte (Taf. VIII, Fig. 1, 2) verdeckt wird. Sobald man aber den Kopf dreht, daß man unter einem spitzen Winkel auf das vordere Ende des Orbitalgewölbes blickt, dann erscheinen die Choanen über dem vorderen Bogenrand der Orbitalmulde als zwei kleine rundliche Löcher, und zwischen beiden eine seichte mediane Grube mit rosettenartig gestellten Falten, welche besonders klar macht, daß die Choanen nicht median, sondern lateral in das Orbitalgewölbe münden. (Fig. 5.)

Die Jacobsonschen Organe (Fig. 3) liegen als voluminöse Säcke ventral unter dem Nasenschlauch, jedoch so, daß sie sich an die mediale Wand der Nasenschläuche anschmiegen, welche deshalb schräg verläuft. Sie münden auf dem Vomerfeld zu beiden Seiten des medialen Wulstes an dessen hinterem Ende. Wie die Schnitte

zeigen (Fig. 3—5), fehlt die Choanenrinne im Gegensatz zu den Sauriern.

An die Beschreibung der fertigen Mundhöhle reihe ich die Schilderung von 4 Wachsmodellen, welche ich aus Schnittserien durch den Kopf von Ringelnatterembryonen verschiedener Größe rekonstruiert habe, um eine plastische Vorstellung von den bisher bloß nach Serienschnitten beschriebenen Entwicklungsvorgängen zu gewinnen, und beginne mit dem jüngsten Embryo.

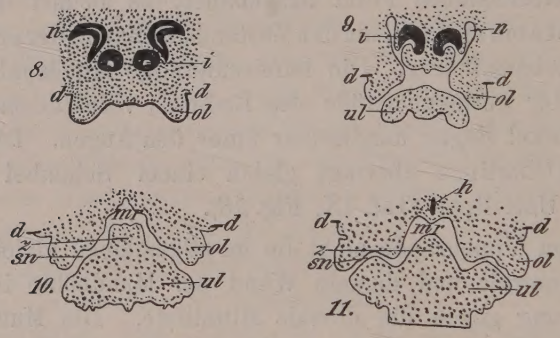
Modell II (Taf. VIII, Fig. 8, 9). Bei einem kleinen Embryo (5 mm *MSl*) ist die Mundhöhle in einer von der beim erwachsenen Tier durchaus verschiedenen Form ausgebildet; es bedarf daher einer starken Metamorphose, um den Zustand des Maules der erwachsenen Schlange herbeizuführen. Die hufeisenförmige Mundspalte ist entsprechend der geringen Größe des Embryos verhältnismäßig kurz. Die Mundwinkel liegen unmittelbar unter den Augen. Die mediane Spitze der Oberlippe überragt gleich einem Schnabel die noch sehr kurze Unterlippe (Taf. IX, Fig. 13).

Von dem Lippenrande zieht die im allgemeinen gleichsinnig gekrümmte, ventrale und dorsale Wand der Mundhöhle in ziemlich steiler Neigung gegen die dorsale Mittellinie. Die Mundhöhle ist ein über das Niveau des Lippenrandes dorsal emporgewölbter Raum (Fig. 10), dessen Krümmung am Dach mehr auffällt als am Boden. Es lassen sich schon zwei Hauptabschnitte (Fig. 11) unterscheiden, nämlich der dorsal emporsteigende Mittelraum (*mr*) und die Seitennischen (*sn*), welche parallel dem Lippenrande verlaufen und hier ziemlich steil in die Masse des Kopfes einwärts ziehen. Im Mittelraum ist die dorsale Wölbung des Munddaches am stärksten ausgeprägt; ihr entspricht als konvexe Gegenform ein vorspringender Wulst des Mundbodens. Die Unterscheidung von Mittelraum und Seitennischen läßt sich im hinteren Abschnitt der Mundhöhle (Fig. 11) nahe den Mundwinkeln bzw. der Hypophysenmündung viel schärfer durchführen als in dem vorderen Bezirk (Fig. 10) hinter den Choanen, weil hier das Munddach bzw. der Mundboden von den Lippenrändern einfach schräg dorsal emporsteigt.

Um die eigenartige Plastik der Mundwand richtig zu erfassen, muß man nicht bloß die Mund- oder Innenfläche des Modells, sondern auch die äußere, d. h. die dem Kopfmesoderm anliegende Fläche (Taf. VIII, Fig. 9) betrachten. Dann erkennt man, daß die dorsale Munddecke — wenn ich einen Ausdruck der Architekten gebrauchen

darf — einem »gebrochenen Satteldache« vergleichbar ist mit zwei schräg geneigten Lateralwänden (*lw*), welche an einem medianen Firststreifen zusammenstoßen, und zwei transversalen Wänden, einer Vorderwand (*chw*) bzw. einer caudalen Rückwand (*rw*). Auf dem Längsschnitt (Taf. IX, Fig. 13) ist die Firststrecke des Mittelraumes an der Einmündung der Hypophyse kenntlich, die Vorderwand ist mit den Buchstaben *chw*, die Rückwand mit den Buchstaben *rw* bezeichnet. An der Vorderwand des Mittelraumes liegen die beiden Choanenöffnungen der einfachen Nasenschläuche. Daher nenne ich

Fig. 8—11.



Querschnitte durch die Mundrachenhöhle von *Tropidonotus natrix*. Embryo von 5 mm *MSl*. Vergrößerung 10/1.

Abstand der Schnitte: 8— 9 = 180 μ
9—10 = 420 μ
10—11 = 720 μ

dd Definierebene; *h* Hypophyse; *i* Jacobsonsches Organ; *mr* Mittelraum; *n* Nasenschlauch; *ol* Oberlippe; *sn* Seitennische; *ul* Unterlippe; *z* Zunge.

sie choanale Wand (*chw*). Die hintere Wand liegt hinter der Hypophyse, sie fällt daher schon in den Bereich des entodermalen Rachens.

Bei der Betrachtung des Modells von der inneren und äußeren Seite überrascht das Gewölbe der einem Satteldach verglichenen Munddecke am meisten. Der dorsal zwischen die Augäpfel eindringende Mittelraum erscheint weit (Fig. 10), seine Seitenwände gehen schwach divergierend und eigentlich ohne scharfen Absatz in den rechten und linken Dachstreifen der Seitennischen (*sn*) über. Das Gewölbe des Mittelraumes besitzt dicht hinter den Choanen eine enge dorsale Ausbuchtung (Fig. 10), aber gegen die Hypophyse (Fig. 11) verschwindet die scharfe firstähnliche Gestaltung, so daß ein breiter und flacher Mittelstreifen rückwärts streicht. Der höchste Punkt des Mittelraumes liegt sowohl in diesem Stadium als in allen spä-

teren Entwicklungsphasen hinter den Nasenschläuchen bzw. den Choanen. Von hier fällt die choanale Vorderwand des Mittelraumes, eine ungefähr dreieckige Fläche, sehr steil gegen die Lippenspitze ab. In den Mittelraum ragt ein Höcker des Mundbodens (Taf. IX, Fig. 13).

Dach und Boden der Seitennischen laufen näher dem Mundwinkel horizontal (Fig. 11) und näher der Maulspalte schräg (Fig. 9). Am Nischendach kann man schon zwei Bezirke unterscheiden: den lateralen als Anlage der Starrlippe und den medialen als Anlage des inneren Gebißwulstes. Beide sind durch eine seichte Ausfurchung getrennt.

Die Nasenschläuche sind zwar sehr klein und einfach geformt, doch ist ihr späterer Stilcharakter schon gut zu erkennen, besonders die laterale Abbiegung des Nasenschlauches zur Anlage des Sakter. Bloß sitzen die Anlagen der später unterscheidbaren Abschnitte: Vorhof, Stammteil, Choanengang noch sehr nahe beisammen, weil die sagittale Länge der Nasenschläuche sehr gering ist. Die Jacobsonschen Organe sind eben als kugelige Blindsäcke aus der medialen Wand der Nasenschläuche hervorgewachsen (Fig. 9).

Ich erwähne noch den Befund bei einem etwas jüngeren Embryo, dessen Mundhöhle im allgemeinen die Formeigenschaften des eben beschriebenen Stadiums zeigt, weshalb die ausführliche Beschreibung unterbleiben kann.

Hier haben sich die Nasenschläuche vor kurzer Zeit abgeschnürt und münden an einer 0,21 mm langen Strecke unmittelbar in die Mundhöhle, und zwar gleichfalls lateral, nicht in der Medianebene. Die Nasenschläuche hängen durch eine Epithelmauer mit dem Ectoderm innig zusammen. Nur auf die ganz kurze Strecke von 90 μ ist die Epithelwand unterbrochen.

Modell III (Taf. VIII, Fig. 5—7). Bei dem etwas älteren Embryo von 6—6,5 mm *MSl* sind die Eigenschaften des eben beschriebenen Zustandes deutlicher ausgeprägt, weil in der Zwischenzeit der Kopf, die Mundwand und die Maulspalte an Länge und Breite zugenommen haben. Das in Rede stehende Modell III sowie alle später zu erwähnenden beweisen, daß ich mit vollem Recht den Mittelraum (*mr*) der Mundhöhle und die beiden Seitennischen (*sn*) unterschied. Denn das Munddach zeigt durch kräftigere Reliefverschiedenheiten den Gegensatz der drei Abschnitte schon viel klarer als in dem jüngeren Stadium 5 mm *MSl*. Der Mittelraum (Taf. VIII, Fig. 7) erreicht vor der Hypophyse (*h*) und dicht hinter den Choanen (*chg*) den höchsten

Punkt (*p*) seiner dorsalen Entfaltung und sinkt von hier gegen die Mündung der Hypophyse steil ab (Fig. 16—17), ein Formcharakter, welcher zwar beim jungen Embryo 5 mm *MSl* schon angedeutet, aber wenig auffällig war. Die hinter der Hypophyse anschließende Rachenwand ist aus der fast senkrechten Stellung, welche am jüngsten Stadium zu beobachten war, in eine weniger steile Neigung gebracht worden, so daß sie jetzt wie eine Verlängerung des Mittelraumdaches erscheint. Die vordere Abschlußwand (*chw*) des Mittelraumes ist ebenfalls aus der steilen Richtung in eine schwächer geneigte Stellung übergegangen. Die Seitennischen (Fig. 13—17) sind breiter geworden und der innere Gebißwulst modelliert sich als rundlicher Vorsprung zu beiden Seiten des Eingangs in den Mittelraum. Die Tatsache, daß die Neigung der Vorderwand und der Rachenwand des Mittelraumes in eine sanftere Richtung gemildert wird, ist ein wichtiges Merkmal der zur Ausgestaltung des Schlangenmauls führenden Entwicklungsvorgänge. Wir beobachten an den späteren Stadien, daß der Prozeß noch weiter schreitet, bis endlich diese beiden Flächen fast horizontal gestellt sind und am erwachsenen Tier wie ebene Bezirke des Munddaches aussehen, welche den rinnenförmig gebliebenen Rest des Mittelraumes (oder des Orbitalgewölbes, wie ich oben [S. 475] sagte, oral und caudal umsäumen. Die vordere Abschlußwand des Mittelraumes geht durch diesen Prozeß zum größeren Teil in denjenigen Abschnitt des Munddaches über, welchen ich oben als Vomerfeld bezeichnet hatte. Schon an dem Modell III ist ein wichtiger Charakter des Vomerfeldes, nämlich die auf ihm befindliche Mündung (*i*) der JACOBSONschen Organe (Fig. 13) deutlich entwickelt, während am Modell II die JACOBSONschen Organe in der mehrfach abgebildeten Weise als mediale Aussackungen an der Wand der Nasenschläuche dorsal über den Choanen hängen (Fig. 9).

Modell IV (Taf. VIII, Fig. 4). Bei dem Embryo 7 mm *MSl* ist Wachstum und Modellierung in der Stilart fortgeschritten, welche aus dem vorhergehenden Modell zu vermuten war. Wesentliche Gegensätze sind dadurch zwar nicht geschaffen, jedoch sind einzelne Eigenschaften gesteigert worden. In allererster Linie ist im Zusammenhang mit der transversalen Entfaltung der Mundhöhle die Neigung der Rachenwand (*rw*) des Mittelraumes hinter der Hypophyse noch mehr zur flachen Lage geändert worden. Auch das Vomerfeld ist etwas weniger steil geneigt als im vorhergehenden Stadium.

Die Stellungsänderung der vorderen und pharyngealen Fläche

ist besonders am medianen Längsschnitt (Taf. IX, Fig. 15) erkennbar. Von der Hypophyse (*h*) etwa gegenüber dem Kehlkopf (*l*) steigt das Munddach schräg dorsal empor und erreicht etwas oberhalb der Choanen den höchsten Punkt, um nun mit starker Neigung schräg gegen den Lippenrand abzufallen (Fig. 22—20). Das eigentliche Satteldach des Mittelraumes ist nicht wesentlich länger geworden, dagegen modellieren sich die inneren Gebißwülste (*ig*) stark heraus und grenzen den Mittelraum von den Seitennischen schärfer ab. Die

Fig. 12—17.

Querschnitte durch die Mundrachenhöhle von *Tropidonotus natrix*. Embryo von 7 mm *SMI*. Vergrößerung 10/1.

Abstand der Schnitte: 12—13 = 160 μ
13—14 = 320 μ
14—15 = 160 μ
Abstand der Schnitte: 15—16 = 680 μ
16—17 = 760 μ

ch Choane; *chg* Choanengang; *dd* Definierebene; *h* Hypophyse; *i* Jacobsonsches Organ; *l* Larynx; *mr* Mittelraum; *ol* Oberlippe; *sn* Seitennische; *ul* Unterlippe; *z* Zunge; *zl* Zahnleiste.

Form des Mittelraumes ist ungleichmäßig. Hinter der Hypophyse (Fig. 23) ist er breit und flach gewölbt, vor der Hypophyse dringt er dorsal in die Gegend zwischen die beiden Augäpfel empor (Fig. 22), während der hintere Abschnitt tiefer unter den Augen liegt. An der Vorderwand des Mittelraumes liegen die Choanen (Fig. 21). In etlicher Entfernung (480 μ) sind die Öffnungen der Jacobsonschen Organe (Fig. 19) sichtbar und median liegt ein kleiner sagittaler Vorsprung.

Das Munddach ist durch einen lateralen Randwulst (Fig. 20—23) begrenzt, welcher die Anlage der Starrlippe und des Gebißwulstes

der äußeren Zahnreihe darstellt. Freilich sind diese Abschnitte noch sehr schwach voneinander abgesetzt, da nur die erste Anlage des Gebißwulstes als Zahnleiste (*zl*) angedeutet ist und ganz kleine Erhebungen an der lateralen und medialen Seite der Epithelleiste als Skizzen der künftigen Deckfalten auftreten. Das Munddach steigt von hier etwas schräg empor; es zeigt eine seichte Ausfurchung (*r*), die Anlage der künftigen Hohlrinne, und medial von derselben die Anlage des inneren Gebißwulstes (*ig*) mit der Zahnleiste der Pterygoidpalatinzähne.

Aus dem Mundboden (Taf. IX, Fig. 15) springt gegen den Mittelraum ein transversaler, schmaler Höcker vor. In letzterem verläuft die Luftröhre (*t*) und unter ihr die Anlage der Zungenmuskulatur. Der Kehlspalt liegt median auf der Oberfläche des Bodenwulstes, dessen vorderes Ende in zwei kurze Lappen (Fig. 20) ausgefranst ist. Es biegen sich also in der Mittelzone Dach und Boden dorsal empor und stehen in enger Formbeziehung, die an das Verhältnis von Patrize und Matrize erinnern.

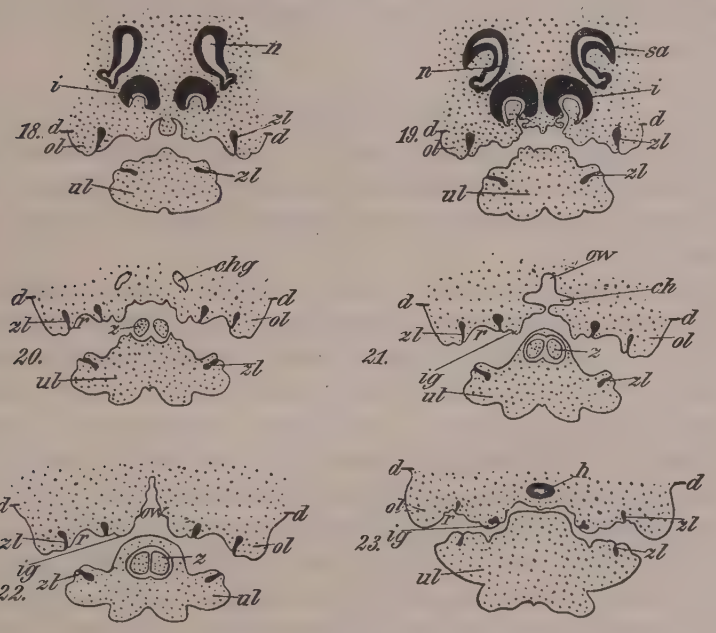
Vom Nasenschlauch ist nichts Besonderes zu vermelden. Die Querschnitte zeigen Choanenmündung (Fig. 21), die Choanengänge (Fig. 20) und den sattelförmig gekrümmten Sakter (Fig. 19). Die Mündungen der Jacobsonschen Organe liegen noch deutlich auf der schrägen Choanalwand des Mittelraumes.

Modell V (Taf. VIII, Fig. 3). Bei dem Embryo 8 mm *MSl* zeigt sich das allgemeine Körperwachstum in der Mundgegend durch Verlängerung und Verbreiterung der Seitennischen sowie des Mittelraumes. Die Rachenwand und das Choanalfeld sind noch mehr flach geneigt als bei dem vorhergehenden Stadium. Aus diesem Grunde erscheint jetzt der Mittelraum ganz seicht und flach. Die an den jungen Stadien auffallende winkelige Knickung seines dorsalen Firstes ist durch das Längenwachstum des Mittelraumdaches sowohl des von der Hypophyse bis zur Choane reichenden Abschnittes als des von der Choane gegen den Schnauzenrand abfallenden Choanalfeldes aufgehoben. Nur der hinter den Choanen liegende Abschnitt, welcher schon in jüngeren Stadien am meisten dorsal emporragte, hat diese Eigenschaft beibehalten und erscheint wie ein enger, einer winkeligen Grube vergleichbarer Nebenraum. Er bildet nach entsprechender Auswölbung und Verbreiterung während der folgenden Embryonalzeit die oben als Orbitalgewölbe beschriebene Grube am Munddache der erwachsenen Schlange. Die Palatoptery-

goidwülste liegen nicht mehr so nahe der Medianebene wie bei jüngeren Embryonen.

Die embryonalen Vorgänge bei den Schlangen führen also eine allgemeine Verflachung des Munddaches herbei, doch bleibt der mediane Abschnitt des Mittelraumes hinter den Choanen immer eine dorsal aufsteigende Bucht zwischen den beiden Augen; dieselbe

Fig. 18—23.



Querschnitte durch die Mundrachenhöhle von *Tropidonotus natrix*. Embryo von 8 mm *MSl*. Vergrößerung 10/1.

Abstand der Schnitte: 18—19 = 280 μ
19—20 = 840 μ
20—21 = 160 μ

Abstand der Schnitte: 21—22 = 280 μ
22—23 = 2040 μ

ch Choane; *chg* Choanengang; *dd* Definierebene; *h* Hypophyse; *i* Jacobsonsches Organ; *ig* innerer Gebißwulst; *n* Nasenschlauch; *ol* Oberlippe; *ow* Orbitalgewölbe; *r* Hohlrinne; *ul* Unterlippe: *z* Zunge; *zl* Zahnleiste.

verengt sich oral gegen die Choanen; dadurch wird es immer mehr unmöglich, die Choanen selbst wahrzunehmen. Erst wenn man das Wachsmodell umdreht und die dem Mesoderm zugekehrte Fläche des Munddaches betrachtet, sieht man die beiden Choanen am oralen Abfall des Orbitalgewölbes selbst liegen. Das Vomerfeld wird so sehr den Flächen der Seitennischen gleichgestellt, daß man ohne Kenntnis der jüngeren Stadien gar nicht glauben möchte, daß es früher die wichtige orale Abschlußwand des Mittelraumes war, ob-

wohl es immer noch über die anstoßenden Palatinwülste etwas dorsal gekrümmt emporsteigt. Der hintere Rand des Vomerfeldes springt wie eine Querfalte vor, überschattet die beiden Choanen und erzeugt dadurch eine scharfe Grenze gegen das Orbitalgewölbe.

Das Längenwachstum übt auf die Form der Seitennischen keinen Einfluß aus. Starre Oberlippe und äußerer Gebißwulst sind noch nicht deutlicher voneinander geschieden. An den Zahnleisten hängen erst ganz kleine Schmelzglocken. Das gleiche gilt für den inneren Gebißwulst.

2. Fremde Schilderungen.

Wenn ich nach der Bekanntgabe meiner eigenen Beobachtungen die in der Literatur vorliegenden Schilderungen desselben Objektes bespreche, so habe ich nur zwei Autoren, Born und Fuchs, zu erwähnen.

Die Untersuchungen Borns liegen mehr als 25 Jahre zurück in jener Zeit, als man eben begonnen hatte, die Technik der Schnittserien und der Rekonstruktionen für embryologische Studien auszunützen. Ich gebe ihren Inhalt etwas ausführlicher wieder, weil sie bisher die alleinige Quelle unsrer Kenntnisse waren und die neuen Mitteilungen von H. Fuchs in weitgehender Weise beeinflußt haben.

Born (1c, S. 194) beginnt mit der Beschreibung, wie sich an Köpfen von etwas über 4 mm Länge die Apertura externa und die primitive Choane trennt, indem sich der äußere Nasenfortsatz mit seiner Spitze und dem größten Teil seines Vorderrandes an die Außenfläche des inneren Nasenfortsatzes legt. Der Verschmelzung der Epithelien folgt binnen kurzer Zeit eine Verwachsung der bindegewebigen Grundlagen mit Verdrängung der trennenden Epithelschichten. Das vordere Ende des Oberkieferfortsatzes neigt sich ein wenig über das hintere Ende der primitiven Choanen nach innen, ebenso der Gaumenwulst des Oberkieferfortsatzes über die Fläche des Gaumens, so daß hier eine Art Rinne entsteht, welche die primitive Choane nach hinten fortsetzt.

Bei Köpfen bis zu 5 mm Länge schiebt sich das vordere Ende des Oberkieferfortsatzes allmählich unter dem äußeren Nasenfortsatz nach vorn gegen den inneren Nasenfortsatz und übernimmt die laterale Begrenzung der primitiven Choane. Die Innenfläche des Oberkieferfortsatzes legt sich von unten über die primitive Choane und das nachfolgende Stück der Gaumenfläche. Zugleich wird die primitive Choane enger. Hinter ihr entsteht durch die Überlagerung

der Gaumenleiste des Oberkieferfortsatzes eine kurze Rinne. Genau genommen kann man jetzt schon nicht mehr von einer primitiven Choanenspalte reden, da sich dieselbe in einen kurzen schrägen Gang verwandelt hat.

Bei Köpfen von 5—5,5 mm wird die von vorn nach hinten fortschreitende Verklebung der Choanenspalte merklicher. Der ziemlich hohe Gang, der von der Mundhöhle schräg nach aufwärts in die eigentliche Nasengrube führt, wird verlegt. Schon in den vorigen Stadien hatte sich der vor der Öffnung des Jacobsonschen Organs liegende Teil der Choanenspalte verschlossen; jetzt verlegt sich der Eingang in das Jacobsonsche Organ in der vorderen Hälfte selbst, indem eine diese Öffnung von oben her begrenzende Falte tiefer herabsteigt und mit der gegenüberliegenden Wand verschmilzt. Durch diesen Prozeß erhält auch der hintere muscheltragende Teil der Nasenhöhle einen festen Boden.

Der Verschluß schreitet ziemlich rasch von vorn nach hinten vorwärts. Der obere Rand der Öffnung, die aus dem Jacobsonschen Organ in die Choanenspalte führte, senkt sich tiefer herab und die denselben begrenzende, bisher freie Falte verschmilzt mit der gegenüberliegenden Wand.

Bei Köpfen von über 6 mm Länge schreitet die Verklebung der Choanenspalte sehr rasch nach rückwärts vor. Auch hinter dem Ausführungsgang des Jacobsonschen Organs legt sich die Seitenwand desselben etwa in ihrer halben Höhe an die gegenüberliegende Wand an und verschmilzt mit derselben. Schließlich ist die Choanenspalte ein schräg nach rück- und abwärts steigender Gang, der neben dem hinteren Umfang des Jacobsonschen Organs herabführt und sich medialwärts in die Mundhöhle öffnet. Durch das Auswachsen einer queren horizontalen Falte aus dem hinteren Rande des Mittelfeldes und die seitliche Verbindung derselben mit dem Gaumenwulste fügt sich dieser absteigenden Choanenspalte ein an Länge zunehmendes, mehr horizontal nach hinten verlaufendes Stück an.

Die breite Scheidewand zwischen den Choanen wächst zuerst nach hinten aus; später bleibt sie zurück, so daß ein kurzer, gemeinschaftlicher Nasenrachenraum entsteht. Die beiderseitigen Nasenrachengänge konvergieren gegeneinander, bleiben aber anfangs durch eine Scheidewand voneinander getrennt; erst bei Köpfen von nahezu 8 mm Länge bleibt die Scheidewand zurück und das letzte, sehr kurze Ende ist ein gemeinsamer, in die Quere verbreiterter Nasenrachengang. Die definitive Choane ist ein weites, in einer

Frontalebene liegendes, quer gestelltes Loch, während die Choanen vorher zwei längsgerichtete, schmale, in der Horizontalebene gelegene Spalten waren.

Die Bildung der definitiven Choane ist bei den verschiedenen Saurierfamilien sehr verschieden; doch ist der Verschluß der ursprünglichen zur Nasengrube führenden Choanenspalte bei den Schlangen viel vollständiger als bei den Sauriern. Es bleibt bei *Tropidonotus* keine tiefe, von der Ausmündung des Jacobsonschen Organs zur definitiven Choane führende Rinne als Rest der zur Nasengrube führenden Spalte zurück, sondern die Jacobsonschen Organe münden auf der Gaumenfläche ganz für sich weit von der definitiven Choane aus. Die letztere wird bei Schlangen weiter rückwärts verlegt dadurch, daß sich hinten an die eigentliche Nasengrube je ein Nasenrachengang von ansehnlicher Länge anfügt. Bei *Lygosoma* fand Born eine ähnliche Verlängerung der Nasenhöhle, doch war der dort gebildete Nasenrachengang an der unteren Seite durch einen Längsschlitz aufgespalten.

Der andre Autor, der für unsre Frage noch in Betracht kommt, ist H. Fuchs (3b). Nach ihm verlaufen die ersten Entwicklungsvorgänge bei *Tropidonotus* in der gleichen Weise wie bei *Lacerta*. Anfangs erscheinen zwei verdickte Ectodermfelder der ventralen Fläche des Vorderkopfes. Sie senken sich bald in die Tiefe, so daß zwei langgestreckte Furchen oder Gruben entstehen, die hinten am Munddach auslaufen. Die Gruben vertiefen sich; ihre seitlichen Ränder wachsen ventral stärker hervor und bilden zwei Wülste, den lateralen und medialen Nasenfortsatz. Die Gruben öffnen sich der ganzen Länge nach ventralwärts. Indem der laterale Nasenfortsatz mit dem medialen Nasenfortsatz verschmilzt, wird eine Verwachsungsbrücke oder der primitive Gaumen geschaffen und die Nasengruben in die Nasenschläuche umgewandelt. Weil aber die Verschmelzung nicht über die ganze Länge der Nasenfortsätze erfolgt, so bleiben die entgegengesetzten Endpunkte der ursprünglichen Nasenfurche als äußeres Nasenloch und primitive Choane bestehen.

Auf Grund einer Serie durch einen Embryo mit entwickeltem Knorpelskelet, aber ohne Deckknochen gibt Fuchs an, daß später Vomerpolster und Oberkiefermassen ausgiebig miteinander verwachsen. Während bei jungen Embryonen die Choanenspalten sich ursprünglich von der Ausmündung des Jacobsonschen Organs über die ganze Muschelzone erstrecken und in ihrer ganzen Länge mit dem absteigenden Schenkel der Choanengänge zusammenhängen,

werde der Zugang zu den Nasenschläuchen hinter der Ausmündung der Jacobsonschen Organe verlegt, dadurch daß auf Kosten der absteigenden Choanengangschenkel Vomerpolster und Oberkiefermassen miteinander etwa auf ein Drittel der ganzen Länge der Nasenschläuche verwachsen. Dadurch werde die Choanenspalte zum Teil verschlossen und ihr vorderes und mittleres Drittel in eine Choanenrinne umgewandelt, welche den Ausführgang der Jacobsonschen Organe und den Tränengang aufnimmt und caudalwärts in die Choanen (im engeren Sinne) auslaufe.

Durch weitere Verwachsung zwischen Vomerpolster und Oberkiefermassen verschwinden auch die Choanenrinnen, bloß ihre vordersten Abschnitte in der Tiefe der Nasalmulde werden erhalten. Die Choanenspalten, welche Vomerpolster und Oberkiefer der ganzen Länge nach trennten, reichen dann nicht mehr bis zu der auf der Grenze zwischen Vomerpolster und prämaxillärem Gaumen liegenden Choanenpapille. Die hinteren Reste der primitiven Choanen dauern als definitive sog. sekundäre Choanen. Nur die Reste der Choanenrinnen, welche die Ausmündungen der Jacobsonschen Organe und die Tränengänge aufnehmen, sind übrig geblieben, stehen aber mit den definitiven sekundären Choanen in keiner Verbindung. Die bei den Embryonen gut ausgeprägte Nasalmulde wird verwischt, weil das Vomerpolster bzw. das Nasenseptum sich abwärts senkt und den Muldenraum verdrängt.

Fuchs charakterisiert zum Schlusse die Entwicklung des definitiven Munddaches von *Tropidonotus* durch folgende Momente: starke Abwärtswanderung des Nasenseptums verbunden mit Verdrängung der Nasalmulde und ausgiebiger Verwachsung des Vomerpolsters mit den Oberkiefern auf Kosten der absteigenden Choanengangschenkel und der Choanenspalten, so daß von beiden nur caudale Reste übrig bleiben. Übereinstimmende Vorgänge habe er bei Schildkröten (*Chelone*, *Emys*) beschrieben. Auch die benachbarten Knochen bilden eine im Nasenseptum gelegene Knochenplatte, welche dem sog. knöchernen sekundären Gaumen der Schildkröten entspreche.

3. Kritik.

Nach den oben in Wort und Bild wiedergegebenen Modellen verschiedener und ziemlich gut aneinanderschließender Stadien des Munddaches kann ich die Schilderung, welche Born und Fuchs von der Verwachsung der Choanen und des Choanenganges gegeben haben, als unrichtig verwerfen. Ich lasse die erste Anlage der

Nasengrube sowie die Entstehung des äußeren Nasenloches und der primitiven Choanen hier außer Betracht, weil ich mich mit den jüngeren Stadien nicht eingehend beschäftigt habe, und opponiere bloß gegen die Darstellung von der weiter fortschreitenden Verwachsung der Choane. Dieselbe erhellt aus meinen Modellen keineswegs.

Born und Fuchs haben sich auf das reine Studium der Querschnittserien beschränkt und ermangeln darum der eindringlichen plastischen Kenntnis der Einzelheiten, welche für die Deutung des Vorgangs erforderlich ist. Besonders täuschten sie sich über die ursprüngliche Größe und das weitere Wachstum der Choanen. Meine Modelle zeigen mir unwiderleglich, daß die primitive Choane in der Entwicklungsperiode, wo das Jacobsonsche Organ noch als blasenförmige Ausstülpung an der Seitenwand des Nasenschlauches hängt, durchaus nicht eine lange Spalte, sondern ein sehr kleines Loch ist. Nach den Querschnitten berechnet sich ihre sagittale Länge auf 0,21 mm. Dieses Maß erfährt eine Verkleinerung, wenn die durch das Modell III (Taf. VIII, Fig. 5) illustrierte Umänderung erfolgt und das Jacobsonsche Organ vom Nasenschlauch abgetrennt wird. Dann sinkt die sagittale Länge der Choane auf 0,16 mm und beharrt auf dieser Größe in den nächstfolgenden Wachstumsstadien bis zu Modell I (Taf. VIII, Fig. 5—3 und 1). Wenn die von Fuchs so entschieden verteidigte Verwachsung von zwei Drittel der Choanenlänge stattfinden würde, so müßte zwischen der Jacobsonschen Mündung und der Choane eine Strecke von 0,14 mm liegen, während die Messung bloß eine Strecke von 0,08 mm wirkliche Länge ergibt. Diese Zahlen sind so minimal, daß niemand wohl die Behauptung von Fuchs wird ernstlich vertreten wollen.

Die Abgliederung des Jacobsonschen Organs von der medialen Wand des Nasenschlauches und die Bildung einer selbständigen Mündung desselben geschieht eben nicht durch Verwachsung des absteigenden Choanenganges und dessen hypothetisch in die Länge gestreckter Choane, sondern vermöge eines außerordentlich einfachen Vorganges von einem andern plastischen Charakter. An einigen Querschnittserien durch Embryonen des Modellstadiums Nr. II (Taf. VIII, Fig. 8) finde ich nämlich das Jacobsonsche Organ vom Nasenschlauch abgetrennt und durch eine flache, in das Mundepithel der Choanalwand des Mittelraumes eingesprengte Epithelleiste mit dem oralen Rand der Choane zusammenhängen. An andern Querschnittserien durch Embryonen von ziemlich gleicher Größe ist die Kontinuität der Epithelleiste durchbrochen und damit die Trennung der genetisch

eng zusammengehörigen Teile des Nasenschlauches endgültig besiegelt.

Ich erkläre die Schnittbilder durch folgende Vermutung. In einer gewissen Phase wird am Choanenende des Nasenschlauches, welchem ja die Anlage des Jacobsonschen Organs enge anhängt, eine aktive Umformung eintreten, so daß das Jacobsonsche Organ durch Wachstum oral vom Choanengang weggelagert wird. Nachdem die Abschiebung einigermaßen eingeleitet ist, wird weiteres Wachstum die Entfernung beider rasch steigern, während der Zusammenhang der Epithelien noch nicht gestört wird; daher die flache Verbindungsleiste zwischen Choane und Jacobsonschem Organ. Zugleich aber erfolgt die viel mehr einschneidende Umbildung des ursprünglichen Mittelraumes der Mundhöhle, wie ich sie oben nach den Modellen geschildert habe. Die orale Wand des Mittelraumes, welche Choane und Jacobsonsche Öffnung enthält, wird so abgeknickt (Taf. VIII, Fig. 5—3, 1), daß die Choane zeitlebens in die Orbitalmulde, die Jacobsonsche Öffnung in das Vomerfeld schauen. Wenn endlich die Leiste zwischen beiden Öffnungen schwindet, ist die Trennung vollzogen. Die Umbildung erfolgt bei Embryonen des Modellstadiums III von 6—6,5 mm *MSl* (Taf. VIII, Fig. 5). Eine weitere Verwachsung ist schon deshalb unwahrscheinlich, weil die Größe der Choane bei den Embryonen von 7, 8, 9 mm *MSl* (Taf. VIII, Fig. 4, 3, 1) unverrückt auf 0,16 mm stehen bleibt. Da aber der ganze Kopf aus der Kleinheit embryonaler Verhältnisse auf die Größe des ausschlüpfenden Tieres gehoben wird, nehmen die einzelnen Regionen, besonders die Strecke zwischen der Jacobsonschen Mündung und der Choane ständig zu. Dieselbe beträgt beim Embryo des Modell III 0,40 mm, beim Embryo des Modell IV 0,48 mm, beim Embryo des Modell V 0,92 mm und beim Embryo des Modell I 1,24 mm. Die Form der Modelle läßt nun sehr deutlich erkennen, daß das bedeutende Wachstum dieser Strecke zugleich mit der stärkeren Abmodellierung des Vomerfeldes (*vf*) und seines hinteren Randbogens (Taf. VIII, Fig. 4, 3, 1) erfolgt. Daher ist es ausgeschlossen, daß ihr ein besonderer Zuschuß durch Verwachsung der Choanen gegeben würde, wie man nach Fuchs annehmen soll.

Fuchs hat sich übrigens die Beweisführung sehr leicht gemacht. Er verweist auf 6 Schnitte aus der Serie eines Embryos mit entwickeltem Knorpelskelet (aber noch ohne Deckknochen) und sagt, auf einem Schnitt (3*b* Taf. VIII, Fig. 47) erscheinen Vomerpolster und Oberkiefermassen an der mit einem Stern bezeichneten Stelle ausgiebig

miteinander verwachsen. Früher hätten sich die Choanenspalten von der Jacobsonschen Mündung über die ganze Muschelzone erstreckt und an allen Stellen freien Zugang zu den Nasenschläuchen gehabt. Jetzt aber sei der Zugang zu den Nasenschläuchen verlegt dadurch, daß auf Kosten der absteigenden Choanengangschenkel Vomerpolster und Oberkiefer im vorderen und mittleren Drittel der Choanenspalten miteinander verwachsen wären. Man wird mit mir diese Art der Begründung tadeln. Es genügt doch wirklich nicht, eine weittragende Behauptung aufzustellen und dann auf einen einzigen Schnitt durch einen viel zu alten Embryo zu verweisen, an welchem man alles andre, bloß nicht den Prozeß der Verwachsung wahrnehmen kann. Da zwei Drittel des Choanenganges verlegt sein sollen, hätte Fuchs die ursprüngliche und die reducierte Länge desselben angeben müssen. Aber ich meine, wenn er sich die Mühe solcher Messungen und genauer Beobachtungen überhaupt genommen hätte, so würde er ganz andre Resultate gefunden haben.

II. Chrysemys marginata.

1. Fremde Untersuchungen.

Die Mund- und Nasenhöhle der Schildkröten ist bisher wenig beachtet worden. In der Literatur liegen nur drei Abhandlungen von Seydel, Voeltzkow und Fuchs vor.

Nach Seydel (1896) (9a S. 479) tritt in der Ontogenie von *Chrysemys* die Anlage des Nasenrachenganges (Ductus nasopharyngeus) als eine Rinne auf, die an das hintere, untere Ende der eingesenkten Riechgrube anschließt und am Mundhöhlendache ausläuft. Durch Verschmelzung ihrer Ränder wird die Rinne in einen Kanal umgewandelt. Der Vorgang schließt sich ganz kontinuierlich an die Bildung des Nasenhöhlenbodens an und schreitet von vorn nach hinten fort. Der Abschluß der Rinne erfolgt anfangs durch Weichteile; später beteiligen sich die Knochen durch Fortsatzbildungen an der Umwandung des Kanals.

Die Ausdehnung der Nasenhöhle im vertikalen Durchmesser bedingt eine Verschiebung des Nasenhöhlenbodens nach unten; hierdurch wird die Apertura interna in die fast vertikale Stellung übergeführt. Der Ductus nasopharyngeus kann als eine röhrenförmige Verlängerung der senkrecht gestellten und nach hinten gerichteten Apertura nasalis interna aufgefaßt werden.

Ausführlicher behandelte A. Voeltzkow (1903, 11b S. 185) die

Entwicklung der Nasenhöhle und des Gaumens der Schildkröten. Die flachen, relativ sehr großen Riechgruben treten an der Unterseite des Vorderhirns mit schwach aufgewulsteten Rändern auf. Wahrscheinlich geschieht die erste Anlage, indem sich der Boden der Nasengrube durch lokale Wucherung des Ectoderms nach innen senkt; die weitere Verlagerung in die Tiefe erfolgt jedoch durch Aufwulstung der Randpartien.

Dann erheben sich die Grubenränder. Die Nasenhöhlen werden größer und nehmen eine längliche Gestalt an infolge des stärkeren Hervortretens des Stirnfortsatzes, wodurch der innere Rand der Nasengruben nach vorn und innen und schließlich in eine Spitze ausgezogen wird. Nunmehr kann man von einem äußeren und inneren Nasenfortsatz sprechen.

Während der weiteren Entwicklung beteiligt sich an der Begrenzung der Nasengrube nicht mehr der äußere Nasenfortsatz allein, sondern auch der vorgeschobene Oberkieferfortsatz, welcher endlich den Abschluß der vorher rinnenförmig nach unten geöffneten Nasenspalte bewirkt, indem er sich von innen und unten an den inneren und äußeren Nasenfortsatz anlagert. Der Verschluß durch den Oberkieferfortsatz ist aber nur von kurzer Dauer. Bald erfolgt der endgültige Verschluß dadurch, daß die unteren Teile des lateralen und medialen Nasenfortsatzes miteinander verschmelzen. Durch raschere Entwicklung der Nasenwülste wird der Stirnfortsatz mehr und mehr zurückgedrängt. Die inneren Nasenfortsätze berühren sich mit ihren äußeren Teilen, verschmelzen und schließen so die erheblich in die Länge gestreckte Nasenhöhle nach unten ab.

Die einfache Nasenspalte wird also von vorn nach hinten durch Aneinanderlegen des lateralen und medialen Nasenfortsatzes verschlossen und zerfällt in die beiden Öffnungen: Apertura nasalis externa am Gesicht und die primitive Choane in der Mundhöhle. Der Mund selbst nimmt die Form eines Dreiecks an, dessen Seiten von dem Oberkiefer, dessen Spitze von den vereinigten Nasenfortsätzen gebildet ist. Die früher an der Unterfläche des Kopfes befindlichen äußeren Nasenöffnungen rücken allmählich vor, gelangen auf die Oberseite und bleiben von nun an nahe dem Ende der Schnauze.

Die erste Anlage des primitiven Gaumens erfolgt durch die Verschmelzung des lateralen und medialen Nasenfortsatzes. Erst sekundär tritt der Oberkieferfortsatz in Beziehung dazu, indem er sich vorschiebt, bis er den Nasenfortsatz erreicht und damit zur Bildung der Oberlippe und des Gaumens beiträgt.

Der harte Gaumen bildet sich dadurch, daß sich an den unpaaren Vomer von beiden Seiten die Verbreiterungen der Maxillaria und Palatina anschmiegen. Dadurch werden die Choanen mehr und mehr nach hinten verlegt. Bei andern Cheloniern, (z. B. *Testudo, Emys, Trionyx*), ist nach Busch nur ein weicher Gaumen vorhanden.

Der Aufsatz von H. Fuchs (1907, 3a S. 446) wiederholt im allgemeinen die Darstellung Voeltzkows über die Bildung des sog. sekundären Gaumens, sowie die Schicksale der primitiven Choane. Durch Einsenken des mit verdicktem Epithel versehenen Riechfeldes entstehen die ventralwärts offenen Nasenfurchen oder Nasenmundrinnen an der ventralen Seite des Vorderkopfes. Sie führen nach hinten und enden am Dache der Mundhöhle. Indem ihre Seitenränder stärker nach unten wachsen, werden die lateralen und medialen Nasenfortsätze gebildet. Hinten werden die Nasenfurchen durch die vordersten Abschnitte der Oberkieferfortsätze begrenzt.

Durch Verwachsung des lateralen und medialen Nasenfortsatzes werden die Nasenfurchen teilweise verschlossen, so daß der primitive oder prämaxillare Gaumen, sowie ein Nasengang mit einer äußeren Nasenöffnung und der primitiven Choane entsteht.

Der Oberkieferfortsatz beteiligt sich auf keinen Fall an der Bildung des primitiven Gaumens. In der Folge der Serie nimmt der Oberkieferfortsatz immer mehr an Umfang zu, die lateralen Nasenfortsätze dagegen ab; beide sind deutlich gegeneinander abgegrenzt. Erst am hinteren Ende des primitiven Gaumens ist der laterale Nasenfortsatz nahezu verschwunden und durch den Oberkieferfortsatz ersetzt, welcher die hinter dem primitiven Gaumen beginnende primitive Choane lateral begrenzt. Die beiden primitiven Choanen sind sagittal lang ausgezogene Schlitze der Mundhöhle, welche rückwärts allmählich auslaufen und vorn an die als Rinne kenntliche Verwachsungsstelle der Nasenfortsätze (an der Mundseite des primitiven Gaumens) stoßen. Medial wird die Choane durch das Vomerpolster, den untersten Abschnitt des Nasenseptums begrenzt. Zwischen den hintersten Teilen der an der Mundseite des primitiven Gaumens hinziehenden Rinne befindet sich ein kleiner Vorsprung des Vomerpolsters, Papilla palatina.

Bei einem etwas älteren *Emys*-Embryo entsteht der sekundäre Gaumen durch Verwachsung der medialen Seite des Oberkieferfortsatzes mit dem untersten Abschnitt des Nasenseptums. Zuerst verklebt nur das Epithel der zur Berührung ein-

ander genäherten Bezirke, später wird die Epithelbrücke vom Mesenchym durchbrochen. Vomerpolster und Oberkieferfortsatz sind längs der Verwachsungsstelle durch eine von vorn nach hinten verlaufende Rinne getrennt, welche sich in die Verwachsungsrinne am primitiven Gaumen fortsetzt. Demnach erscheint der sekundäre Gaumen als eine Fortsetzung des primitiven Gaumens.

Die primitiven Choanen werden durch die Bildung des sekundären Gaumens großenteils gegen die Mundhöhle verschlossen, aber die Verwachsung erreicht niemals das hintere Ende der primitiven Choanen. Daher bleiben ihre hintersten Abschnitte offen und werden zu den definitiven sekundären Choanen. Die sekundären Choanen sind also die Reste der primitiven Choanen, welche von der Verwachsung nicht ergriffen wurden; denn die Papilla palatina liegt beim älteren Embryo immer noch zwischen den hintersten Abschnitten der Choanen. Die Teile der Nasenschläuche, welche sich früher mittels der primitiven Choanen am Munddach öffneten, sind durch den sekundären Gaumen gegen die Mundhöhle abgeschlossen worden und stellen die sog. Choanengänge vor.

Das Vomerpolster bildet im Verein mit dem primitiven Gaumen nicht nur das primitive Munddach, sondern liegt auch am sekundären Munddach frei zutage.

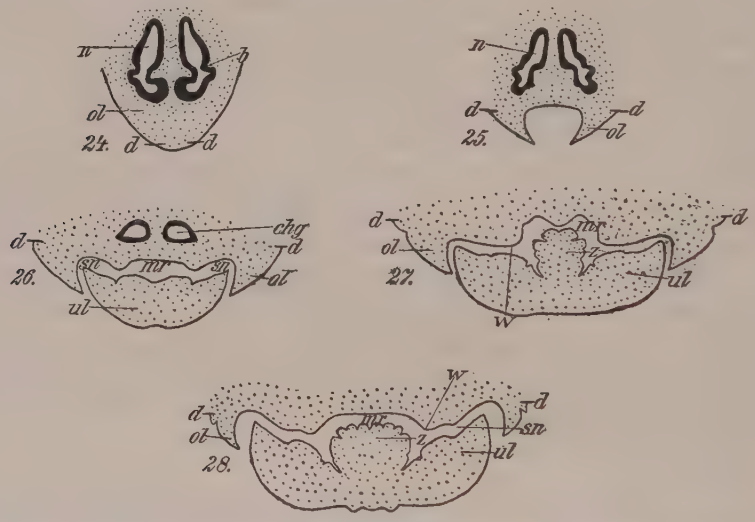
2. Eigene Beobachtungen und Kritik.

Modell VI (Taf. VIII, Fig. 10). Die hufeisenförmige Mundspalte wird von Hornlippen umfaßt. Die Mundwinkel liegen wenig hinter den Augen. Die von stark verhorntem Epithel bekleidete Oberlippe (*ol*) = oberer Hornschnabel besitzt eine scharf schneidende Ventralkante und überragt die Außenfläche der verhornten Unterlippe. Der mediane Teil der Oberlippe ist in einen kurzen Vorsprung (Schnabelspitze) ausgezogen.

Die niedrige Mundhöhle (Fig. 26—28) zeigt wenig Reliefverschiedenheiten. Man kann wieder den Mittelraum (*mr*) und die lateralen Seitennischen (*sn*) unterscheiden. Die Seitennischen sind sehr flach und wenig schräg geneigt. Nahe der Mundspalte wölben sie sich dorsal und steigen steil gegen die scharfe Kante der Oberlippe abwärts (Fig. 27). Das Nischendach bildet dicht an dem im Querschnitt $\vee$ förmigen Rand der Oberlippe eine Kehlrinne, in welcher die scharfe Kante der Unterlippe bei der Ruhe verborgen ist.

Der Mittelraum ist flach und durch einen ziemlich unbedeutenden Wulst (*w*) gegen die Seitennischen abgegrenzt. Der Wulst wird nach hinten etwas deutlicher, weil die Seitennischen dicht hinter dem Mundwinkel dorsal stärker emporgewölbt sind. An der vorderen sehr niedrigen Wand des flachen Mittelraumes (Taf. VIII, Fig. 10) liegen die beiden Choanen (*ch*), getrennt durch einen schmalen Mittelpfeiler (*pf*). Der vor dem Mittelraum befindliche Teil des Munddaches ist ohne

Fig .24—28.



Querschnitte durch die Mundrachenhöhle eines Embryo von *Chrysemys marginata* (18 mm Rückenschild). Vergr. 7,5/1.

Abstand der Schnitte: 24—25 = 540 μ Abstand der Schnitte: 26—27 = 600 μ
25—26 = 1080 μ 27—28 = 420 μ

b Furche an der Seitenwand des Nasenschlauches; *chg* Choanengang; *dd* Definierebene; *mr* Mittelraum; *n* Nasenschlauch; *ol* Oberlippe; *sn* Seitennische; *ul* Unterlippe; *w* Grenzwulst des Orbitalgewölbes gegen die Seitennische; *z* Zunge.

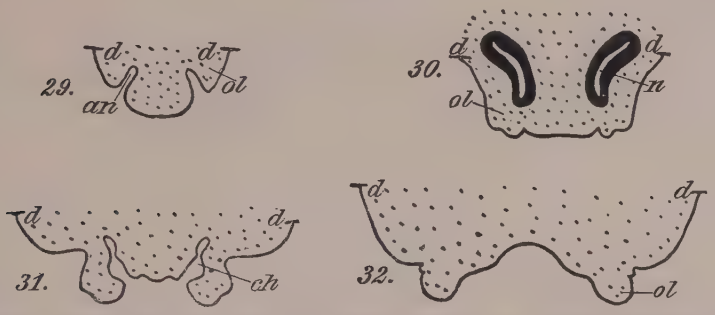
weitere Differenzierung. Daher setzt sich hier der Mittelraum deutlich ab, während er gegen den Rachen verflacht. Vom Mundboden ragt die plumpe Zunge in die Lichtung des Mittelraumes (Fig. 28) ein.

Die Nasenschläuche zeigen sich als schmale, lateral komprimierte, aber dorso-ventral stark erhöhte Säcke (Fig. 24, 25). Sie sind schräg gestellt, so daß ihre dorsalen Kanten median nahe zusammenstehen, während der ventrale Boden der Nasenschläuche größeren transversalen Abstand zeigt. Sie beginnen an den äußeren Nasenlöchern mit rundlichem Querschnitte, erweitern sich aber sehr bald zu hohen schmalen Säcken. An der lateralen Wand (Fig. 24)

trennt eine seichte Furche (*b*) einen niedrigen ventralen und einen höheren dorsalen Teil ab. Man könnte den unteren als Aulaxnische, den oberen als Stammteil deuten. Nahe den Choanen ist am hintersten Abschnitt des Nasenschlauches eine schmale und kurze Seitentasche zu beobachten, welche man als einen schwach entwickelten Sakter auffassen könnte.

Modell VII, (Taf. VIII, Fig. 11). Bei dem jüngeren Embryo sind die einfachen Verhältnisse der Mundhöhle noch einfacher. Das Munddach ist außen umrahmt von den Wülsten der Oberlippe (*ol*), zwischen denen median ein kleiner Höcker (*mh*) auffällt. Von dem äußeren Rande der Oberlippe steigt das Munddach dorsal an, so daß

Fig. 29—32.



Querschnitte durch die Mundrachenhöhle eines jüngeren Embryo von *Chrysemys marginata*. Vergrößerung 15/1.
Abstand der Schnitte: 29—30 = 330 μ
30—31 = 240 μ
31—32 = 630 μ
an äußeres Nasenloch; *ch* Choane; *dd* Definierebene; *n* Nasenschlauch; *ol* Oberlippe.

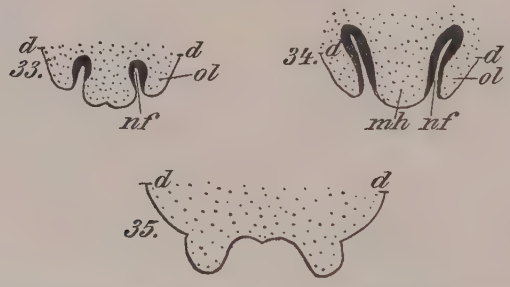
ein niedriger, breiter, flacher Mittelraum (Fig. 32) entsteht, in dessen vorderes Ende (Fig. 31) die Choanen einmünden. Die Seitennischen sind noch nicht angelegt; der schräg von dem Rande des Mittelraumes absteigende Streifen des Munddaches wird das Material für die Entfaltung der Seitennischen liefern.

Die Nasenschläuche sind gleichfalls schmale, lateral komprimierte, aber dorso-ventral stark erhöhte Säcke, welche schräg im Kopfmesoderm liegen (Fig. 30). Ihre mediale Wand ist konvex gegen den Ethmoidalknorpel gekrümmt. Die Nasenschläuche sind bereits von dem Mundhöhlenepithel abgeschnürt. Gegen die äußere Nasenöffnung zeigt sich eine ventrale Erweiterung ihres Lumens.

Ich beschreibe endlich das Wachsmodell eines jungen Embryo, das die erste Ausgestaltung des Munddaches vorstellt (Taf. VIII, Fig. 12). Bei demselben liegen, wie bereits Seydel, Voeltzkow und Fuchs

angegeben haben, am vorderen Ende des Kopfes zwei schmale Schlitze (*nf*) beiderseits von einem medianen Höcker (*mh*). Das sind die Eingangsöffnungen in die hohen, sagittal kurzen Nasenschläuche, welche schon lateral abgekrümmt sind (Fig. 33—34). Das Modell eines andern Embryo, das ich nicht photographiert habe, zeigt, daß mit dem Breitenwachstum des Munddaches die Nasenschlitze etwas in die Länge wachsen und durch Zusammenbiegen ihrer Begrenzungsränder ungefähr in der Mitte ihrer Länge in zwei gesonderte Öffnungen zerlegt werden: äußeres Nasenloch und Choane. Bei diesem Embryo ist der Mittelraum des Munddaches stark dorsal gewölbt und zu beiden Seiten eingerahmt von den Oberlippen-

Fig. 33—35.



Querschnitte durch die Mundrachenhöhle eines Embryo von *Chrysemys marginata* (3,5 mm *MSl*). Vergrößerung 15/1.

Abstand der Schnitte: 33—34 = 150 μ
34—35 = 420 μ

dd Definierebene; *nf* Nasenfurche; *mh* Mittelhöcker; *ol* Oberlippe.

wülsten. Die vordere Wand des Mittelraumes, an welcher die Choanen liegen, fällt schräg gegen den medianen Höcker zwischen den Oberlippenwülsten ab.

An diesem Modelle kann ich mich nicht davon überzeugen, daß die Behauptung der drei Autoren recht sei, der Nasenschlitz wachse in die Länge und werde durch weitere Verwachsung wieder kleiner gemacht. Denn wenn man das Modell VII (Taf. VIII, Fig. 11) betrachtet, so kann man eigentlich nur konstatieren, daß die durch die früher erfolgte Verwachsung gebildete schmale Brücke (*br*) zwischen dem äußeren Nasenloch und der Choane durch eigene Wachstumsenergie sagittal länger wurde, aber nicht dadurch, daß die Choane sagittal ausgezogen und sekundär durch Verschmelzung ihres medialen und lateralen Randes wieder verkürzt wurde, wie Fuchs es angibt. Die Nasenschläuche hängen mit dem Ectoderm nur am äußeren

Nasenloch bzw. der Choane zusammen und sind oberhalb der Zwischenbrücke vom Ectoderm geschieden. Keine Besonderheit der Schnitte deutet darauf hin, daß ein Verwachsungsprozeß in diesem Stadium spielt. Auch der Umstand, daß der Mittelraum bei dem Embryo des Modelles VII schon seine dorsale Krümmung deutlich ausbildet und sich gegen die seitlichen Randwülste, welche die Anlage der Oberlippe und des Daches der Seitennischen darstellen, scharf absetzt, spricht nicht dafür, daß die Choanen sich nach rückwärts verlängern und sekundär verwachsen. Ich bin vielmehr der Meinung, die Choanen sind gebildet, nachdem die Verklebung in der Mitte des Nasenschlitzes erfolgt ist. Damit ist die morphologische Grenze sowohl für das hintere Ende des Nasenschlauches als auch für die orale Wand des Mittelraumes festgelegt, und die Vergrößerung einerseits des Nasenschlauches, andrerseits des sog. prämaxillären Gaumens erfolgt durch eigene Wachstumsenergie. Jedenfalls ist diese Auffassung einfacher und ungezwungener als die Angabe von Fuchs, daß die Choanen sagittal lang ausgezogene Schlitze der Mundhöhle seien und durch Verwachsung der medialen Flächen der Oberkieferfortsätze mit dem untersten Abschnitt des Nasenseptums verlegt würden, bis endlich nur ihre hintersten Abschnitte offenbleiben, welche von Fuchs »definitive sekundäre Choanen« genannt werden, Für die fortdauernde Verlängerung und Verwachsung der Choanen hat übrigens Fuchs keine Beweise beigebracht, und ich glaube, wenn er Rekonstruktionsmodelle seiner Schnittserien ausgeführt hätte, so würde er die Behauptung von der sagittal lang ausgezogenen Schlitzform der Choanen nicht ausgesprochen haben; denn an meinen Modellen zeigen die hinteren Öffnungen des Nasenschlauches eine rundlich-ovale Gestalt. Aber sie besitzen in keiner Weise die Eigenschaft, sagittal besonders ausgedehnt zu sein.

Nur das Modell VII (Taf. VIII, Fig. 12) des jüngsten Embryos zeigt langgestreckte Nasenschlitze. Aber bei der Betrachtung desselben ist wohl zu beachten, daß die langgestreckten Schlitze an dem Wachsmodell oder an seiner Abbildung (Taf. VIII, Fig. 12) abgelesen werden und daß man das in Wirklichkeit herrschende Verhältnis erst erfaßt, wenn man die bedeutende Vergrößerung berücksichtigt, bei welcher das Modell ausgeführt wurde. Die wahre Länge des Schlitzes beträgt 0,51 mm. Das ist eine so kurze Strecke, daß man wirklich keinen lang andauernden Verwachsungsprozeß anzunehmen braucht. Da auf das Stadium des Modelles VIII der Zustand des Modelles VII (Taf. VIII, Fig. 11) folgt, dessen Choane

bereits am vorderen Ende des Mittelraumes liegt, so sehe ich nicht ein, wie später eine Verlängerung der Choanenöffnung und ihr sekundärer Verschluß erfolgen sollte. Die Lagebeziehungen der Choane zum Oberlippenwulst und dem Auge stimmen in beiden Modellen ziemlich überein, jedenfalls gewährt das durch die Modelle dargestellte Relief des Munddaches kein Recht, eine wesentliche Ausdehnung der Choane nach hinten zu vermuten. Mir scheint der Herd lebhaften Wachstums nicht hinter den Choanen, sondern vor denselben zu liegen. Denn durch ausgiebiges Wachstum vor den Choanen kann allein der Zustand des Modell VII herbeigeführt worden sein, wo Choane und äußeres Nasenloch durch einen breiten Streifen des Munddaches und der Schnabelfläche getrennt sind und der mediane Höcker viel stärker entfaltet ist.

Da die Autoren immer von dem lateralen und medialen Nasenfortsatz, sowie dem Oberkieferfortsatz und ihrer Verwachsung sprechen, so will ich an dieser Stelle nachdrücklichst betonen, daß mir für diese Bezeichnungen kein Grund vorzuliegen scheint. Ich sehe an den Modellen lediglich zwei niedrige Wülste längs des Randes des Munddaches ziehen, das sind die Anlagen der zum Hornschnabel verhärtenden Oberlippe. Dieselben liegen am Modell VIII so weit vom medianen Höcker und dem inneren Rand der Choanen entfernt, daß es mir ausgeschlossen erscheint, als könnte, wie Fuchs meint, ihre mediale Seite mit dem untersten Abschnitte des Nasenseptums verwachsen.

Der Ausdruck »lateraler und medialer Nasenfortsatz« sollte künftig aufgegeben werden. Denn es scheint mir unzulässig zu sein, daß man den Rand der einfachen Öffnung des Nasenschlauches mit diesen Namen belegt. Die Öffnung ist bloß einen halben Millimeter lang und ihr Rand ist in Wirklichkeit, wenn man das mikroskopische Bild durch die Vergrößerungszahl dividiert, außerordentlich niedrig.

Endlich sehe ich keinen Grund ein, weshalb man mit Fuchs annehmen sollte, die Choanengänge seien Teile der Nasenschläuche, welche sich früher durch die primitiven Choanen öffneten und später durch Verwachsung abgeschlossen wurden. Nach genauer Erwägung der Modelle stelle ich die Behauptung entgegen, daß die Choanengänge von allem Anfange an Abschnitte der Nasenschläuche in unmittelbarer Nachbarschaft der Choanen sind und sich mit dem Größenwachstum der Nasenschläuche allmählich aus deren Wand herausgestalten, ohne daß irgendwie eine Verwachsung notwendig

wäre. Je länger ich über die Angaben von Fuchs nachgedacht habe, desto mehr wurde ich davon überzeugt, daß Fuchs die Kleinheit der Embryonen, bei welchen die prinzipielle Ausbildung der Nasenschläuche mit den für die Schildkröten charakteristischen Eigenschaften erfolgt, nicht gebührend berücksichtigt hat. Es sind in der Tat außerordentlich winzige Reliefveränderungen, welche den Fortschritt zum definitiven Zustand anbahnen.

Wenn man die tatsächlichen Angaben in der Beweisführung von H. Fuchs genauer in Betracht zieht, so erkennt man, daß die Behauptung von der besonderen Art der Entwicklung des sekundären Gaumens bei den Schildkröten ganz in der Luft schwebt. Fuchs bildet die Serie eines jüngeren Embryo von *Emys lutaria* (3a, Taf. XXII, Fig. 1—43) und die Serie eines etwas älteren Embryo (3a, Taf. XXIII, Fig. 1—41) ab, um an denselben die Entwicklung des primitiven und des sekundären Gaumens zu besprechen. Die erste Serie zeigt die Querschnitte durch den einfachen Nasenschlauch, der bereits das äußere Nasenloch und die Choane besitzt und zwischen beiden (das sind 16 Schnitte, Fig. 13—28) durch ein niedriges Epithelseptum mit dem Ectoderm zusammenhängt.

Die zweite Serie (3a, Taf. XXIII, Fig. 1—41) zeigt den Nasenschlauch zwischen äußerem Nasenloch und Choane vom Ectoderm durchweg abgetrennt. In der Erklärung dieser Serie behauptet Fuchs, bei Schnitt 18 bzw. 21 liege die Grenze des primitiven Gaumens. Hier habe bei dem jüngeren Embryo die primitive Choane begonnen. An dieser Serie aber sei sie bis Schnitt 28 bzw. 31 durch den sekundären Gaumen verschlossen. Mit aller Bestimmtheit lasse sich aus der Serie entnehmen, daß die mediale Seite des Oberkieferfortsatzes mit dem Vomerpolster, dem unteren Abschnitt des Nasenseptums, verwachsen sei.

Die Zählung der Schnitte ergibt, daß die Entfernung vom hinteren Ende des Nasenloches (Schnitt 9, bzw. 10) bis zum vorderen Rande der Choane (Schnitt 28, bzw. 31) 20 Schnittdicken zu 20 μ beträgt, während bei der ersten Serie 16 Schnitte zu 15 μ zwischen beide Grenzpunkte fallen. Es ist also der Abstand um 160 μ größer geworden.

Die Schnittbilder selbst geben keinen Anlaß, einen Verwachsungsprozeß anzunehmen. Man sieht bloß, daß Fuchs auf 5 Zeichnungen (Schnitt 13—17) in den Raum zwischen den Nasenschläuchen und Ectoderm den Namen »primärer Gaumen« (*pr. g.*) und auf 8 Zeichnungen (Schnitt 18—25) die Bezeichnung, »sekundärer Gaumen« (*s. G.*)

eingeschrieben hat. Wenn man den Gründen nachfragt, so erfährt man, daß der Oberkieferfortsatz das diagnostische Merkmal für die Bewertung des unterhalb der Nasenschläuche liegenden Bezirks als sekundärer Gaumen ist. Fuchs behandelt die Oberkieferfortsätze als bestimmte Größen, welche beim jüngeren Embryo die primitive Choane hinter dem primitiven Gaumen lateralwärts begrenzen, während ihre mediale Begrenzung durch den untersten Abschnitt des Nasenseptums geschieht.

In der zweiten Serie seien die Oberkieferfortsätze noch weiter nach vorn gewachsen auf der lateralen Seite der lateralen Nasenfortsätze und weiter hinten mit dem Vomerpolster verwachsen. In der Tat sieht man jedoch an den Schnittbildern keine Spur einer Verwachsung, sondern genau so wie an meinem Modell (Taf. VIII, Fig. 11) eine seichte Furche, welche den Oberlippenwulst von dem Mittelhöcker (= Vomerpolster, Fuchs) absetzt. In den Schnitten 8—16 (3*a*, Taf. XXIII) ist lateral davon noch eine viel seichtere Einfurchung; diese betrachtet Fuchs als eine Marke, um vom Oberkieferfortsatz den lateralen Nasenfortsatz zu unterscheiden.

Ich halte es überhaupt für mißlich, den Oberkieferfortsatz als ein eigenes morphologisches Element anzusehen. Denn er ist lediglich eine Differenzierung der äußeren Oberfläche und wird mit Rücksicht auf die späteren Ereignisse besser nicht »Fortsatz«, sondern »Oberlippenwulst« genannt. Auf Schnitten seine Ausdehnung im Mesoderm anzugeben, ist aber ganz ausgeschlossen, und noch weniger kann man von einer Verwachsung des Oberkieferfortsatzes sprechen. Ich behaupte daher, daß Fuchs keinen zwingenden Beweis für den Verschluß der primitiven Choanen durch die Beschreibung zweier Schnittserien erbracht hat. Damit fallen aber seine theoretischen Erörterungen zusammen!

III. Historische Übersicht.

1. Ältere Lehre.

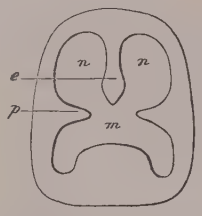
Die meisten der neueren Abhandlungen, welche das Munddach der Reptilien betreffen, speziell die Arbeiten von Busch, Mihalkovics, Göppert, Voeltzkow sind von theoretischen, aus älteren Zeiten stammenden Gesichtspunkten beherrscht und schließen sich unbedingt den Gedankengängen an, welche z. B. in den Lehrbüchern von Gegenbaur (1878) und Wiedersheim (1886) dargelegt sind. Ich erinnere daher zuerst an den Wortlaut der einschlägigen Stellen:

Gegenbaur (4, S. 571): »Die sekundäre Nasenhöhle und die sekundäre Mundhöhle wird durch eine Differenzierung der primitiven Mundhöhle gebildet.

Der dahinter gelegene, nicht in diesen Vorgang mit eingezogene Rest der primitiven Mundhöhle stellt den Pharynx vor.

Durch horizontale Leisten oder Fortsätze, die vom Oberkieferfortsatz des ersten Bogens ausgehen, wird allmählich eine die primitive Mundhöhle in zwei Etagen teilende Platte gebildet, der Gaumen. Dieser bildet für den oberen Raum, also für die Nasenhöhle, den Boden und für den unteren das Dach. Indem die Nasenscheidewand diese Gaumenplatte erreicht, sondert sie zwei Nasenhöhlen voneinander und in jede mündet nunmehr der Nasenkanal aus, dessen äußere Öffnung mit jener der Nasenhöhle zusammenfällt. Die durch die Gaumenplatte von der Mundhöhle und durch die senkrechte Nasenscheidewand voneinander getrennten hinteren Öffnungen, Choanen der Nasenhöhlen, münden in den Pharynx ein.

Fig. 36.



Schematische Darstellung der Sonderung der primitiven Mundhöhle nach C. Gegenbaur.
e Nasenscheidewand; *m* sekundäre Mundhöhle; *n* Nasenhöhle; *p* Gaumenplatten.

Das Verhalten dieser Gaumenplatten repräsentiert sehr verschiedene Stadien. Bei Schlangen, Sauriern und Vögeln ist jener Scheidungsvorgang minder vollständig; die Choanen erscheinen als eine Längsspalte, indem die Gaumenfortsätze nur vorne einander erreichen, nach hinten zu aber voneinander getrennt bleiben. Bei den Krokodilen sind sie am weitesten nach hinten gerückt; wie bei den Säugetieren öffnen sie sich nicht mehr in die sekundäre Mundhöhle, sondern in den Pharynx.«

(4, S. 484): »Die bei Fischen zur Seite der Schädelbasis aufgetretenen Knochen gelangen gegen die Medianebene, so daß die Schädelbasis von der Begrenzung mehr oder minder ausgeschlossen wird. Die bei den Amphibien dicht am Vorderrande des Schädels in die Mundhöhlen führenden Nasenhöhlen zeigen ihre innere Öffnung bei den Reptilien immer weiter nach hinten gelagert, indem horizontale Fortsätze von Oberkiefer, Gaumenbein, Flügelbein allmählich vor ihnen in mediane Verbindung gelangen. Diese Veränderungen sind am wenigsten bei Eidechsen, Schlangen und Vögeln entwickelt, mehr bei Schildkröten und am vollkommensten bei Krokodilen.«

R. Wiedersheim (12, S. 144 u. 482) äußert in seiner vergleichenden Anatomie durchaus übereinstimmende Gedanken. Durch die Bildung eines eigentlichen Gaumens erfolgt eine Scheidung der primitiven Mundhöhle in ein oberes, durch ein Septum in zwei Seitenhälften zerfallendes respiratorisches und ein unteres nutritives Cavum oder in eine Nasen- und in eine sekundäre oder definitive Mundhöhle.

Bei Amphibien und auch noch bei Ophidiern und Lacertiliern legen sich die beiden Oberkieferhälften unter Bildung von Gaumenfortsätzen einfach an die Seite der Schädelbasis bzw. des an der betreffenden Stelle sich befindenden Vomers oder Palatinums und formieren (mit diesen und der ganzen Schädelbasis in einem Niveau liegend) ein einfaches Gaumendach, dessen vordere Partie zugleich als Boden der Nasenhöhle fungiert und die Choanen umschließt. Indem nun beim Krokodil die Gaumenfortsätze der Maxillaria und weiter hinten die Palatina und Flügelbeine in der Mittellinie bis zu unmittelbarer Berührung zusammentreten, entsteht ein von der eigentlichen (sphenoidalen) Schädelbasis sich abhebendes und diese von der Mundhöhle abschließendes zweites Dach des Cavum oris. Der zwischen letzterem und der Basis cranii gelegene Hohlraum fällt in die Rückwärtsverlängerung der

Nasenhöhle, welche dadurch schärfer von der Mundhöhle differenziert erscheint und deren Choanen sich infolge davon gewissermaßen zu langen, erst weit hinten in der Regio basi-occipitalis ausmündenden Röhren ausdehnen.

Wie die vergleichend-anatomischen Betrachtungen in der 7. und 8. Dekade des 19. Jahrhunderts von dem Bestreben beherrscht waren, die Eigenschaften der Reptilien mit denen der Säuger in phylogenetischen Zusammenhang zu setzen, so sind auch die entwicklungsgeschichtlichen Studien von G. Born (1a, S. 65) nach dem gleichen Ziele gerichtet. Derselbe wies schon 1878 auf Ähnlichkeiten der embryonalen Entwicklung bei Säugern und Sauriern hin und äußerte eine bis zum heutigen Tage festgehaltene Meinung.

Auf einem bestimmten Stadium kommunizieren bei Säugern und Sauriern die eigentlichen Riechgruben durch je einen engen Schlitz (= die ziemlich langen primitiven Gaumenspalten Dursys) mit der primitiven Mundhöhle. Das Jacobsonsche Organ öffnet sich in den vordersten Teil der Spalte. Mit dem raschen Längenwachstum der Nasenhöhlen schließt sich bei *Lacerta* der obere Rand des Schlitzes vom vorderen Ende nach hinten durch Verwachsung. So werde das Lumen des Schlitzes von der Nasenhöhle abgetrennt und zur Mundhöhle geschlagen. Um das vorderste Ende sei die Verwachsung am weitesten ausgedehnt, so daß die Öffnung des Jacobsonschen Organs nicht bloß von der Nasenhöhle abgeschlossen, sondern auch aus der ursprünglichen Richtung nach unten eingestellt werde. Die Öffnung des Tränenkanals werde weit nach hinten bis in die Gegend der späteren Choanen verlegt.

Im folgenden Jahre 1879 entwarf Born (1b, S. 77) ein genaueres Bild seiner Beobachtungen: Bei den jüngsten Embryonen von *Lacerta agilis* öffne sich die Nasenhöhle in einer verhältnismäßig langen Spalte (Nasenspalte oder primitive Gaumenspalte), die von der vorderen Fläche des Gesichts auf die Gaumenfläche übergreift. Am Gesicht ist sie von aufgewulsteten Rändern umgeben, dem inneren und äußeren Nasenfortsatz. Der Oberkieferfortsatz ist anfänglich von der Nasenspalte weit entfernt, aber bald legt sich sein kolbiger, vorderster Teil über das etwas erweiterte Gaumenende der Nasenspalte.

Auf dem nächsten Stadium wird der mittlere Teil der Nasenspalte verlegt, indem die winklig vorspringende Mitte des äußeren Nasenfortsatzes sich etwa in der Höhe der Öffnung des Jacobsonschen Organs an den medialen Rand der Nasenspalte anlegt und mit ihm verschmilzt. Damit zerfällt die vorher einfache Nasenspalte in zwei Öffnungen: Apertura nasalis externa am Gesicht und die primitive Choane. Der Oberkieferfortsatz entwickelt sich rasch bis zum vorderen Ende der Choane, wölbt sich in diese Spalte hinein und unter derselben hinweg, so daß er sie von unten her fast ganz verdeckt. Dieser vorgewölbte Teil ist als erste Andeutung der Gaumenplatte des Oberkieferfortsatzes aufzufassen. Born legt im Gegensatz zu seinen Zeitgenossen Gewicht darauf, daß nicht der äußere Nasenfortsatz, sondern die Spitze des Oberkieferfortsatzes mit dem inneren Nasenfortsatz vereinigt wird. Dann schreitet die Verlegung der primitiven Choane nach hinten fort, und zwar so, daß nur der vordere Teil des Choanenschlitzes offen bleibt und zu der Spalte im Boden des Jacobsonschen Organs führt; davor, darüber und dahinter bis zum oberen Rande des Jacobsonschen Organs und an der Seitenwand bis zum unteren Rande des Muschelwulstes erfolgt eine vollständige Verschmelzung. Sobald die Choane bis zum hinteren Rande des Jacobsonschen Organs verlegt ist, bleibt ein größerer Teil der schräg aufsteigenden Choanenspalte, der sich beinahe unter der ganzen eigentlichen Nasenhöhle

erstreckt, gegen die Mundhöhle rinnenartig offen. Ein Teil der Choanenspalte wird von der Nasenhöhle abgeschnürt und zur Mundhöhle bezogen (Embryonen von 31 mm Länge).

Der bei *Lacerta* gangartige Rest der Choanenspalte, welcher ringsum abgeschlossen zum Jacobsonschen Organ führt, wird aus seiner ursprünglich schräg nach außen aufsteigenden Richtung durch den Gaumenfortsatz abgedrängt. Hinter dem Jacobsonschen Organ findet nur ein Verschluß, keine Verlegung der Choanenspalte statt. Die unter der Verwachsungsstelle schräg nach außen aufsteigende Choanenspalte wird als Rinne erhalten. Doch reicht die Verwachsung nicht bis zum hinteren Ende der Nasenhöhle, sondern ein Teil der primitiven Gaumenspalte bleibt als Choane offen.

Bei den Ascalaboten öffnet sich das Jacobsonsche Organ direkt in die obere Seite des einen Astes der Rinne am Dache der Mundhöhle, die sich bis zum Jacobsonschen Organ hin erhält, während dieses ursprüngliche embryonale Verhältnis bei *Lacerta* durch Verlegung der bezüglichen Strecke der Rinne aufgehoben wird.

Bei allen Crassilinguiern bleibt die zu der Ausmündung der Jacobsonschen Organe führende Choanenspalte in ihrer ganzen Länge offen und wird nur nach oben hin gegen die Nasenhöhle abgeschlossen.

Bei *Lygosoma*, *Eumeces*, *Euprepes*, *Marethia* und *Hinulia* laufen die beiden Furchen, in denen die Choanen enthalten sind, am Dache der Mundhöhle nach hinten nicht breit aus, sondern bleiben bis zur Vereinigungsstelle gleich schmal und setzen sich hinten in einen feinen Spalt fort, welcher nach oben in einen röhrenartigen Raum führt, der als eine Art hinterer Nasengang fungiert und sich erst in einer Querlinie mit der Mitte der Unterkiefergelenke weit in den Rachen öffnet. Das Skelet dieser Röhre liefert das Palatinum, welches gleich einem C zusammengebogen ist. Offenbar liege hier ein Ansatz zur Bildung eines den Nasengang der Nasenhöhle weiter nach rückwärts verlängernden hinteren Nasenrachenganges mit Verlängerung des Palatum durum vor, wie dies bei den andern Reptilienfamilien (Krokodilen und Schildkröten) durchgeführt sei.

15 Jahre später (1893) vertrat F. Keibel die Meinung (7, S. 478), daß die erste Anlage des primitiven Gaumens bei den Säugetieren durch die Anlagerung des lateralen Nasenfortsatzes an den medialen zustande komme. Später trete der Oberkieferfortsatz in seine Rechte, indem er bis an den medialen Nasenfortsatz vordringt, mit demselben verschmilzt und den lateralen Nasenfortsatz von der Bildung der Oberlippe ausschließt. Er zitiert zwei Stellen aus der Bornschen Abhandlung, um zu zeigen, daß die Verhältnisse bei den Reptilien in den theoretisch bedeutungsvollen Punkten gerade so liegen wie bei den Säugern.

2. Neue Vorkämpfer für die ältere Lehre.

Vor einem Jahrzehnt (1898) suchte K. Busch (2) die phylogenetische Entstehung des Gaumens durch neue Untersuchungen festzustellen. Auch er verstand unter dem Worte »Gaumen« eine horizontale Wand im Sinne Gegenbaurs, welche die primitive Mundhöhle in zwei Etagen zerlegt, deren obere durch die Nasengänge, deren untere durch den Mund zugänglich sei. Denn er fußte auf der falschen Ansicht, daß die Nasenhöhle der Säugetiere, die er Rhinodaeum nennt, aus einem dem Nasengang der Amphibien entsprechenden Hohlraum, einem durch harten und weichen Gaumen abgegrenzten Abschnitt der primären

Mundhöhle bestehe und durch das Ostium pharyngonasale in den Pharynx münde. Da nach dem biogenetischen Grundgesetz die Gaumenentwicklung der Säugetiere den stammesgeschichtlichen Weg der Gaumenbildung erkennen lasse, so vermutete er, daß bei den Eidechsen zuerst ein Paar horizontaler Falten an den Seiten der primären Mundhöhle auftrete, allmählich an Breite zunehme, in der Mittellinie zusammentreffe und zur Gaumenwand verwachse.

Unter den gegenwärtig lebenden Eidechsenformen seien noch einige Stadien des phylogenetischen Entwicklungsganges festgehalten, durch welche die primäre Mundhöhle in Rhinodaeum und sekundäre Mundhöhle gesondert wurde. Unverkennbare Anfänge des Gaumens seien schon bei tiefer stehenden Eidechsen vorhanden. Seine Untersuchungen führten ihn zu der Vermutung, der erste Beginn der Gaumenbildung bestehe in zwei horizontalen, klappenartigen Schleimhautfalten (= Gaumenblätter), welche sich lateral über die innere Nasenöffnung legen und letztere gegen die Mundhöhle abschließen.

Da die Gaumenblätter die weiten Öffnungen am Munddach zu beiden Seiten des Vomerpolsters, welche Busch als »innere Vorhöhlen der Nasengänge« bezeichnet, wie klappenartige Falten überdecken, bleiben von den weiten Öffnungen der »inneren Vorhöhlen« nur zwei schmale »Nasengaumenspalten« zu beiden Seiten des Vomerpolsters übrig.

Die Stufenreihe der an Breite zunehmenden und in der Mittellinie zusammentreffenden Gaumenblätter denkt sich Busch folgendermaßen: Am niedrigsten steht *Sphenodon*, dann folgen *Agamidae*, *Tejidae*, *Anguidae*, *Lacertidae* und *Zonuridae*, schließlich *Scincidae*. Nicht einzugliedern in die aufsteigende Reihe der Eidechsen sind *Varanidae*, *Geckonidae*, *Chamaeleontidae* und *Amphisbaenidae*. Bei *Tejidae*, *Anguidae* sei der vordere Abschnitt der Gaumenblätter mit dem Vomer verwachsen. Bei *Lacerta* sei in den Weichteilen schon eine sekundäre Mundhöhle hergestellt, welche teilweise über die primitive hinwegziehe. Bei *Zonuridae* bedingen die auf das Vomerpolster gelegten Gaumenblätter eine noch vollkommenere Gaumenbildung und bei *Scincidae* bewirken die breiten, einander berührenden oder übereinander geschobenen weichen Gaumenblätter eine markante Scheidung des Stomodaeum in Rhinodaeum und Phagodaeum sowie die Bildung eines Ostium pharyngonasale. Zugleich werde ein wirklicher knöcherner Gaumen gebildet. Den Zustand von *Tiliqua gigas* deutete Busch als nahezu vollendete Bildung eines geschlossenen Gaumens. Nicht nur in den Weichteilen, sondern auch in den Knochen sei eine fast vollendete Scheidung der Nasen- und Mundhöhle durch den Gaumen erfolgt.

Die obersten Glieder dieser Reihe betrachtete er als Vorstufen zur Gaumenbildung der Schildkröten, welche eine den Säugetieren ähnliche Gaumenbildung zeigen, weil die Pterygoidea nicht zur Begrenzung der Choanen dienen. Bei *Testudo*, *Emys*, *Trionyx* komme überhaupt bloß ein weicher Gaumen vor. Die Krokodile zeichnen sich durch den vollständigsten knöchernen Gaumen aus und übertreffen sogar die meisten Säugetiere.

1898 beschrieb von Mihalkovics (8, S. 34) sekundäre Gaumenfortsätze, welche während der Embryonalzeit unter dem Boden der primären Nasenhöhle (= dem primären oder prämaxillaren Gaumen) vorwachsen und einen Rinnenteil der primären Mundhöhle als seitlichen Gaumenspalt abgliedern. Von vorn nach hinten an Breite zunehmend bedecken sie den seitlichen Teil der Gaumenspalte und die Choanen, welche in letztere münden.

E. Göppert (5a u. b) legte in zwei Abhandlungen (1901, 1903, seine Ansicht über die Genese des sekundären Gaumens und der Beziehungen zwischen Kehlkopf und Nasenhöhle klar, mehr nach physiologischen als nach morphologischen Gesichtspunkten. Ohne Nachuntersuchung pflichtete er der Behauptung von Busch bei, daß bei Sauriern alle »Zwischenzustände der Gaumenbildung« zwischen dem ersten Beginn und der Vollendung angetroffen werden, und unterstützte sie durch Erörterungen über den Wert der Gaumenfortsätze. Sie dienen nicht zum Schutze der Nasenhöhle, sondern sichern die Atmung; denn der Raum zwischen Gaumenfortsätzen und Palatopterygoidkanten, welche er als »unvollkommene Anfänge einer Gaumenbildung« bezeichnet, wird von der Zunge überbrückt. Daher wird ein dorsaler Teil der Mundhöhle als besonderer Luftweg abgegrenzt, der als »Ductus nasopharyngeus« die primitive Nasenhöhle gegen die Kehlspalte fortsetzt. Ohne Zunge würden die Gaumenfortsätze und die Pterygoidkanten keinen Einfluß auf den Verlauf des Luftstromes haben. Beide leisten also das gleiche wie der sekundäre Gaumen der Säuger.

Bei den meisten Sauriern bestehen nur Anfänge einer Gaumenbildung; bei vielen Arten der Scinciden kommt ein »sekundärer Gaumen«, »sekundäre Nasenhöhle« und ein »Ductus nasopharyngeus« zustande, weil die Gaumenfalten und Pterygoidkanten sich verbreitern, das Vomerpolster erreichen und hinter ihm zur Medianebene vorwachsen. Doch unterbleibt die Verschmelzung der beiderseitigen Falten. Daher klafft eine durch die Zunge zu ergänzende Medianspalte im sog. »Gaumen«.

Die Schlangen dagegen besitzen einen fertig gebildeten Gaumen, der die Ductus nasopharyngei ventral abgrenzt. Schildkröten sind mit sekundärem Gaumen ausgestattet und paarigen Ductus nasopharyngei, welche die primitive Nasenhöhle nach hinten fortsetzen. Die Krokodile besitzen ebenfalls einen sekundären Gaumen mit langgestrecktem Ductus nasopharyngeus. Die weit zurückliegenden Choanen werden von einer Art weichen Gaumens umrahmt, der aber nicht die Fortsetzung des harten Gaumens ist wie bei Säugern.

Auch bei den Vögeln wird die primäre Choane durch sekundäre Gaumenfortsätze ventral überdeckt, ein Teil der primären Mundhöhle abgetrennt und als Ductus nasopharyngeus der Nasenhöhle zugewiesen.

Göppert vermutet, daß bei den früheren Vorfahren der Krokodile und Säuger der sekundäre Gaumen weit klaffte, so daß die noch schwach entwickelten Gaumenfortsätze durch die Zunge ergänzt wurden. Die Ontogenese der Säuger durchlaufe Stadien, welche in wesentlichen Punkten mit Zuständen unvollkommener Gaumenbildung übereinstimmen. Trotz erheblicher Abweichungen bei den verschiedenen Formen erfolge die Gaumenbildung bei allen Amnioten im Prinzip gleichartig. Die Einrichtungen am Säugergaumen erscheinen ihm als spezialisierte Weiterbildung der Zustände bei den Sauropsiden.

Göppert hat sich zwar ein großes Verdienst erworben dadurch, daß er auf die innigen Wechselbeziehungen zwischen dem Mundboden und Munddach hinwies; aber seine Ausführungen leiden darunter, daß die anatomische Grundlage der Buschschen Vorarbeit falsch war. Denn Hofmann konnte leicht nachweisen, daß es bei den Sauriern gar keine Gaumenfortsätze gibt; darum fallen auch die andern Vergleiche haltlos zusammen. Besonders die von Göppert gebrauchte Nomenklatur führt zu Mißverständnissen; im Gegensatz zu Busch und Mihalkovics verwendet er das Wort »Gaumenrinne«, um die untere Etage der Nasenhöhle zu bezeichnen, und nennt den Ausgang der Nasenhöhle (Aper-

tura nasalis interna) in die Mundhöhle die »Nasengaumenspalte«. Letztere wird durch die »Gaumenfortsätze« abgegrenzt. Die median verbreiterten Gaumenfortsätze nennt er »sekundären Gaumen«, den dorsal über ihnen liegenden Raum der Mundhöhle »Ductus nasopharyngeus« und spricht von einer median klaffenden Spalte im sog. »Gaumen« der Saurier. Die Unrichtigkeit dieser Bezeichnungen hat sich im Laufe der Diskussion immer klarer herausgestellt.

A. Voeltzkow (11a, S. 36) verknüpfte 1902 die von Busch und Göppert ausgesprochene Meinung, daß bei den rezenten Sauriern die phylogenetischen Vorstufen der Gaumenbildung zu finden seien, mit seinen Untersuchungen über Krokodile und versuchte darzulegen, daß der bleibende Zustand des Munddaches bei *Geckonidae*, *Gongylus*, *Egernia*, *Mabuia*, *Lygosoma* verschiedenen Entwicklungsstadien des Gaumens von *Crocodilus madagascariensis* entspreche. Er beschrieb in Anlehnung an Busch das Munddach der erwähnten Saurier, die verschiedene Breite der Gaumenblätter und die scheinbar verschiedene Lage der Choane so, daß der Anschein einer stufenweise fortschreitenden Veränderung, eines Breitenwachstums der Gaumenblätter und einer rückwärts gerichteten Verlagerung der Choanen erweckt wurde, um dann hinzuzufügen, bei *Crocodilus madagascariensis* erfolge die Ausbildung des Ductus nasopharyngeus und des Gaumens durch die Stufen der Lacertiden.

Auch bei fossilen Formen innerhalb des Stammes der Krokodile z. B. *Belodon*, *Pelagosaurus* und *Teleosaurus* zeigen sich ähnliche Verhältnisse wie bei den Krokodilembryonen. Demnach stimmen die Tatsachen der Entwicklungsgeschichte von *Crocodilus madagascariensis* mit den Veränderungen des Gaumens im Verlauf seiner Weiterbildung als auch mit den Modifikationen bei dem Krokodiltypus seit seinem frühesten Auftreten überein.

Zu einer entgegengesetzten Meinung gelangte O. Seydel 1899 (9b, S. 445) im Anschluß an Untersuchungen über die Nasenhöhle bei Amphibien und Amnioten. Er tritt dafür ein, daß die Ausgestaltung des Mundhöhlendaches und die Bildung des Nasenhöhlenbodens bei Amphibien, Cheloniern, Sauriern, Ophidiern, Mammaliern sich in divergenten Bahnen bewege. Die ersten Schritte zur Bildung eines sekundären Gaumens glaubt er bei Salamanderlarven zu sehen, bei deren Metamorphose ein kleiner Gaumenfortsatz am vorderen und seitlichen Rande der Choanen auftrete und einen Teil der Mundhöhle abgrenze, so daß die seitliche Nasenrinne aus der Nasenhöhle auf das Dach der Mundhöhle übergreife und ein Abschnitt der Mundhöhle in enge Beziehung zur Nasenhöhle trete. Die Gaumenfortsätze der Saurier entsprechen nach seinem Urteil der gleichnamigen Falte der Salamanderlarven, aber sie sind ungleichwertig mit den Gaumenfortsätzen der Säuger, welche durch ihre Verschmelzung den Gaumen, d. h. den sekundären Nasenboden bilden, während die Gaumenfortsätze der Saurier und Ophidier von der Bildung des sekundären Nasenbodens ausgeschlossen sind. Die Gaumenfortsätze der Saurier trennen zwar einen kleinen Teil der Mundhöhle als Gaumenrinne ab, jedoch unabhängig von den Gaumenfortsätzen entstehe der sekundäre Boden der Nasenhöhle. Durch denselben werde vielmehr ein Teil der primären Nasenhöhle abgeschlossen und samt der Mündung des Tränenkanals und der Öffnung des Jacobsonschen Organs in die Gaumenrinne, d. h. einen Teil der definitiven Mundhöhle einbezogen.

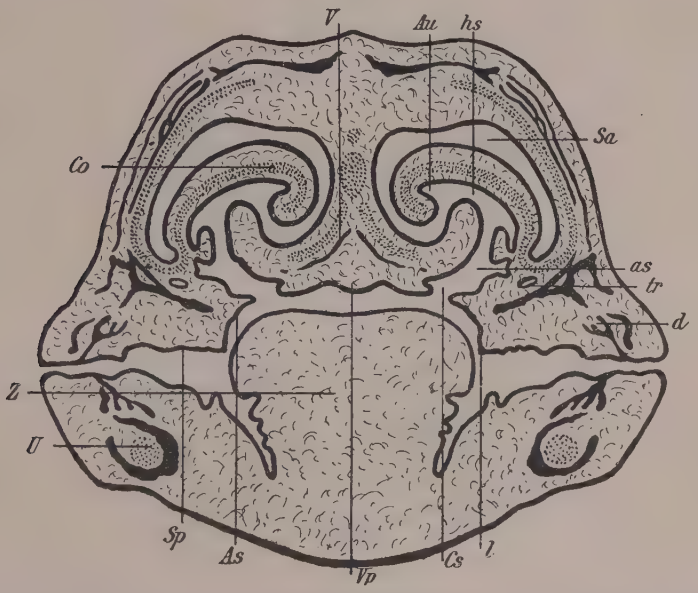
Sehr richtig hat Seydel die Längsstreckung der primitiven Choanen bei den Sauriern begriffen. Die am fertigen Munddach kenntliche Schrägstellung derselben hat er durch eine Senkung des Nasenseptums bzw. des unter dem-

selben liegenden medianen Abschnittes des primären Munddaches zu erklären gesucht. Das hintere Ende der Choanen bleibe im Niveau des Rachens.

3. Eine neue Deutung.

Gegen die durch fortwährende Tradition allmählich eingebürgerte Lehre der eben angeführten Autoren erhob O. Hofmann (6) zum erstenmal (1904) Widerspruch, nachdem er im Erlanger Institut unter der Leitung von Professor Dr. A. Fleischmann die Berechtigung geprüft hatte, ob man die lateralen, neben dem Vomerpolster bzw. den Choanenrinnen liegenden Teile des Munddaches der Saurier wirklich »Gaumenfalten, Gaumenblätter, Gaumenfortsätze« nennen

Fig. 37.

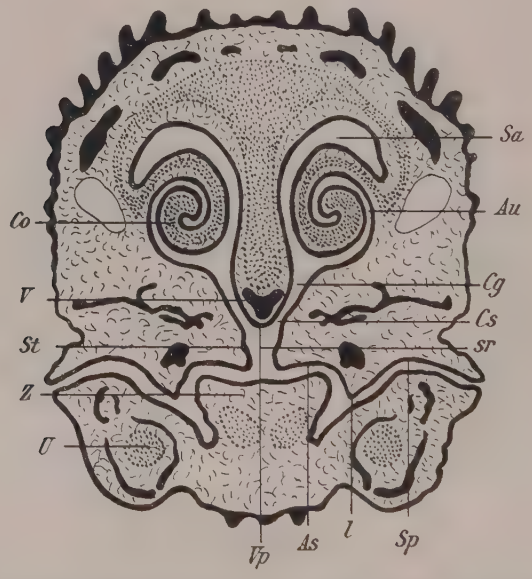


Querschnitt durch die Nasenregion des Kopfes von *Platydactylus guttatus* (großer Embryo, 5,7 cm lang). Vergr. 15/1. Knorpel punktiert, Epithel und Knochen schwarz. Nach W. Sippel. *As* Anstieg; *as* Choanengang, absteigender Schenkel; *Au* Aulax; *Co* Muschel; *Cs* Choanenspalte; *d* Zahnanlage; *hs* Choanengang, horizontaler Schenkel; *l* Grenzleiste; *Sa* Sakter; *Sp* Kieferspange; *tr* Tränennasengang; *U* Unterkiefer; *V* Vomer; *Vp* Vomerpolster; *Z* Zunge.

dürfe. Ausgehend von den im gleichen Institut durchgeführten Untersuchungen von A. Beecker über die Stilistik der Nasenschläuche bei den Sauriern und gestützt auf gründliches Studium vieler Querschnittserien durch Eidechsenköpfe, das von den andern Autoren allzusehr vernachlässigt worden war, verfolgte er die topographischen Beziehungen zwischen Mund- und Nasenhöhle, überhaupt die Beschaffenheit des Munddaches in der Nasen- und Augengegend. Er beschrieb nach den Querschnitten das Mittelfeld des sog. Sauriergaumens mit dem breiten Vomerpolster (*Vp*) und seiner schmalen, über der Grenzfalte (*l*) der Kieferspange (*Sp*) liegenden Wand, dem Anstieg (*As*), und zeigte unwiderleglich, daß die enge Lichtung (*as*) zu beiden Seiten des Vomerpolsters, welche Busch als »Nasengaumenspalte«, Seydel als »Gaumenrinne« bezeichnet hatte,

gar nicht zur Mundhöhle, sondern zur Nasenhöhle gehört, weil sie die Lichtung des absteigenden Schenkels (*as*) des Choanengangs samt der Winkeltasche desselben ist. Daher kann man den unter dem Choanenschenkel liegenden Teil der Kieferspange nicht als Gaumenfalte auffassen. Denn er ist ein Teil des soliden Munddaches selbst, das den Nasenschlauch trägt. Die Ursache der falschen älteren Deutung liegt lediglich darin, daß keiner der andern Autoren Querschnittserien durch ältere und jüngere Embryonen untersucht hatte. Busch beschränkte sich auf die makroskopische Beschreibung des Munddachreliefes Göppert unterließ im Vertrauen auf die Richtigkeit die Nachprüfung der Buschschen Angaben, während Seydel zu Unrecht einen Teil der sog. Gaumen-

Fig. 38.



Querschnitt durch die Nasenregion des Kopfes von *Vanellus cristatus*. Nach W. Sippel. Vergr. 15/1. Knorpel punktiert, Epithel und Knochen schwarz. *As* Anstieg; *Au* Aulax; *Cg* Choanengang; *Co* Muschel; *Cs* Choanenspalt; *l* Grenzleiste; *Sa* Sakter; *Sp* Kieferspange; *sr* Subchoanalraum; *St* Steilwand; *U* Unterkiefer; *V* Vomer; *Vp* Vomerpolster; *Z* Zunge.

rinne als abgegliederten Abschnitt der Nasenhöhle, einen andern als Derivat der Mundhöhle erklärte. Die Choanen schauen aber bei allen Saurierarten direkt in die Mundhöhle, nie in einen besonderen, von ihr abgegliederten Seitenraum oder Gaumenrinne. Ferner hat Hofmann nachgewiesen, daß die median verbreiterten Palatopterygoidkanten den vorderen Teil der Orbitalmulde bei den Scinciden verdecken und daß die Homologie dieses Raumes mit dem Ductus nasopharyngeus der Säugetiere nicht gegeben sei.

Ein paar Jahre später (1907) erschien die Abhandlung von W. Sippel (10), welcher gleichzeitig mit Hofmann im Erlanger zoologischen Institut zu arbeiten begonnen hatte. Er baute auf der von O. Hofmann gelegten Basis weiter und zog den Vergleich des Munddaches der Vögel und Säuger mit dem Munddach der Saurier. Das Ergebnis desselben war der damals herrschenden Lehre nicht

günstig. Denn anstatt der bisher unbedenklich proklamierten Ähnlichkeiten des Gaumenbaues deckte Sippel eine ungeahnte Verschiedenheit auf, obwohl sich eine gewisse fundamentale Übereinstimmung in der allgemeinen Zusammensetzung des Munddaches dieser drei Klassen, d. h. der gemeinsame Stil der Amniotengruppe nicht verleugnet. Die genauere Analyse des Munddaches vom Kiebitz zeigte, daß hier ebensowenig als bei den Sauriern Gaumenfalten angelegt sind. Was Göppert als »Gaumenfortsatz« oder den »Beginn eines solchen« vorgeführt hatte, ist ein Abschnitt der soliden Munddecke, weil dorsal über den sog. Gaumenfortsätzen nicht ein abgeschnürter Teil der Mundhöhle, sondern wirkliche Nasenhöhle (*Cg*) liegt. Der sog. Gaumenfortsatz trägt die laterale Wand des Choanengangs (*Cg*) und ist durch die primitive Choanenspalte (*Cs*) vom Nasenseptum getrennt. Die Choanen aber münden in den Orbitosubchoanalraum (*sr*), der von den Steilwänden (*St*) begrenzt über dem Anstieg (*As*) liegt. Die Verhältnisse des Vogelmunddaches sind denen der Saurier (Fig. 37) insofern ähnlich, als in beiden Gruppen der Anstieg der Kieferspange vorhanden ist, welchem die Zunge (*z*) anliegt, so daß die Lippenfalte oder Grenzleiste (*l*) der Kieferspange (*Sp*) eine schmale, seichte, dem Negativ der Zungenform entsprechende Mulde umfaßt. Aber während bei den Sauriern (Fig. 37) das Vomerpolster zwischen dem Anstieg der rechten und linken Kieferspange eingeschaltet liegt und seine freie Ventralfläche (*Vp*) in das Niveau der Horizontalfläche des Anstieges fällt, ist bei den Vögeln das Vomerpolster (*Vp*) über das Niveau des Anstieges erhoben und bildet die schmale Decke eines über dem Zungenrücken bzw. den Anstiegen liegenden Subchoanalraumes (*sr*), der von den Steilwänden der Kieferspange (*Sp*) umfaßt wird und durch den zwischen den Anstiegen klaffenden Orbitosubchoanalspalt zugänglich ist. Sippel erklärt mit vollem Recht, daß die bisher für diesen Spalt gebrauchte Bezeichnung: Choane, sekundäre Choane nach jeder Hinsicht falsch war.

Wenn damit auch die stilistische Verwandtschaft der Nasalmulde von Sauriern und Vögeln erwiesen war, so war damit nicht zugleich ausgemacht, daß die Gaumenrinne der Säugetiere der Nasalmulde der Saurier und Vögel homolog sei. Sippel trat vielmehr den bisher vertretenen Anschauungen schroff entgegen. Die Gaumenrinne der Säuger besitzt nach seinen Ausführungen eine stilistische Sonderstellung; denn ihr fehlt der wahre den Sauriern und Vögeln eigentümliche Anstieg der Kieferspange mit seiner Hohlkehle, welche die Seitenränder der Zunge umfaßt. Ihr fehlt ferner sowohl der horizontale Schenkel des Anstiegs als die Steilwand dorsal über demselben. Daher kann die Gaumenrinne der Nasalmulde der Sauropsiden nicht homolog sein. Sie gleicht der Nasalmulde, welche bei den Sauriern breit und seicht ist, bei den Vögeln einen breiten unteren und einen schmalen oberen Teil besitzt, nur insofern, als alle drei Gebilde dorsale Ausbuchtungen des Mundraumes, bzw. dem Munddach eingegrabene Rinnen sind; aber die Beschaffenheit der Seitenwand und der Decke, sowie die dorso-ventrale Höhe dieser Rinnen ist in den drei Gruppen sehr verschieden. Auch die rinnenförmige Fortsetzung der Choanenöffnung unterhalb der Nasenschläuche bis zum Jacobsonschen Organ, welche man bei den Sauriern fast immer gut ausgeprägt findet, fehlt den Säugetieren durchaus. Durch die verwachsenden Gaumenfortsätze wird die Verschiedenheit noch mehr gesteigert, weil die Choane der Säuger in zwei getrennte Öffnungen, das Foramen incisivum und die eigentliche Choane zerfällt. Eine wirkliche Ähnlichkeit herrscht bloß zwischen den Gaumenleisten und Grenzleisten.

Die genaue Analyse der Tatsachen raubte also dem bisherigen Bestreben,

bei den Sauriern die »Anfänge des Gaumens« zu finden, alle positive Unterlage und stellte den Grundsatz fest, daß der Stilcharakter der Munddecke in den drei Gruppen der Vögel, Saurier und Säuger abgesehen von ganz allgemeinen Eigenschaften seine besondere Eigenart besitze, weshalb die Idee der stufenmäßigen Vervollkommnung des Gaumens in der Amniotenreihe endgültig zu verwerfen ist.

4. Ein neuer Kompromißvorschlag.

Durch Hofmanns Widerspruch wurde H. Fuchs (3a u. b) angeregt, die Entwicklungsgeschichte des Gaumens der Reptilien zu untersuchen. Ihm erschien es von vornherein fehlerhaft, daß alle Autoren den bei den Säugern richtig erkannten ontogenetischen Prozeß ohne weiteres auf die Entwicklungsgeschichte aller sekundären Gaumenbildungen übertragen, also einseitig eine einzige Art der ontogenetischen und phylogenetischen Entstehung des sekundären Gaumens angenommen hätten. Er wollte dagegen zeigen, daß es ganz verschiedene Entwicklungsweisen der sekundären Gaumenbildungen, nicht nur eine, sondern mehrere, mindestens zwei Arten von sekundärem Gaumen gebe, welche nicht miteinander verglichen, aber vielleicht auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt bei primitiven Formen ohne sekundären Gaumen zurückgeführt werden können.

Das Arbeitsziel, welches Fuchs sich damit gesteckt hatte, hat zu den in der Literatur vertretenen Ansichten keine Beziehung. Wie meine Darstellung auf den vorhergehenden Seiten erläutert, hat sich kein Autor auf die Behauptung festgelegt, daß es nur eine Art von sekundärem Gaumen gebe. Alle gingen lediglich darauf aus, die Anfänge des Gaumens der Säugetiere bei den Sauriern aufzufinden und O. Hofmann schnitt die Aussichten auf die Erfüllung dieses Lieblingswunsches mit einemmal ab durch den Nachweis, daß man die Bezeichnungen »Gaumenfalten, Gaumenrinne« usw. nicht zur Beschreibung des Munddaches der Saurier verwenden dürfe, weil die Gaumenfalten der Säugetiere in keiner Weise den irrtümlich gleichnamig gemachten Abschnitten des Eidechsenmunddaches homolog sind.

In einer ersten Arbeit (3a) wollte Fuchs zeigen, wie das Munddach der Schildkröten (Cryptodiren) ontogenetisch entsteht und wie man die zahlreichen, bei den einzelnen Schildkrötengruppen anzutreffenden Modifikationen sich phylogenetisch entstanden denken könne. Die wichtigsten hierzu notwendigen Vorgänge sind nach seiner Meinung: Der Verschluß der primitiven Choane in größerem oder geringerem Maße durch Verwachsung der weichen Oberkiefermassen mit dem unteren Abschnitte des Nasenseptums. Dadurch bleiben verschieden große, hintere Reste der primitiven Choane dauernd als definitive oder sog. sekundäre Choane der Schildkröten erhalten. Die auf diese Weise erfolgende Änderung des ursprünglichen Munddaches führe zu jener Bildung, welche man als »sekundären Gaumen« der Schildkröten zu bezeichnen pflegt. Den Abänderungen am weichen Munddach schließen sich Abänderungen der Knochen Prämaxillaria, Maxillaria, Palatina, Vomeres an, indem diese durch bestimmte Lageänderungen und Wölbungen aus der ursprünglichen Ebene des primären Munddaches heraustreten und gewisse nach der Medianebene hinstrebende »Gaumenfortsätze« bilden. Die so abgeänderten Knochen umschließen die Choanengänge der Nasenschläuche. Durch Verwachsung der Gaumenfortsätze aller genannten Knochen von vorn nach hinten kommt eine von der ursprünglichen Form des primitiven, knöchernen Munddaches völlig ab-

weichende Form zustande, welche Fuchs den »sekundären Gaumen« der Schildkröten nennt, obwohl er selbst einsieht, daß derselbe dem sekundären Gaumen der Säugetiere weder verglichen noch homolog erachtet werden kann.

Fuchs bemüht sich, gerade dieses Urteil sehr eindringlich und zu wiederholten Malen vorzutragen:

Die sekundären Choanen der Schildkröten sind den gleichnamigen Öffnungen der Säugetiere nicht vergleichbar und nicht homolog.

Der Ductus nasopharyngeus der Schildkröten hat mit dem gleichnamigen Kanal der Säuger, der ein Abkömmling der primitiven Mundhöhle ist, nicht das geringste gemein.

Bei der Bildung des sekundären Schildkrötengaumens findet keine Zerlegung der primitiven Mundhöhle statt wie bei den Säugern. Die Mund- und Nasenhöhlen der Schildkröten bleiben stets primär.

Während bei den Säugern durch die Bildung des sekundären Gaumens ein völlig neues Munddach in einer wesentlich tieferen Ebene unter dem primitiven Munddach geschaffen wird, entwickelt sich der knöcherne sekundäre Gaumen der Schildkröten innerhalb des primären Munddaches in dem als Vomerpolster bezeichneten untersten Teile des Nasenseptums.

Wenn nun alle Merkmale des sekundären Gaumens der Säugetiere nicht auf die Eigenschaften des Munddaches der Schildkröten passen, so ist es auch nicht gerechtfertigt, daß Fuchs darauf besteht, das Wort »sekundärer Gaumen« zur Benennung von durchaus verschiedenartigen und gar nicht vergleichbaren Bildungen zu verwenden. Die Sachlage würde viel kürzer durch die Erklärung gebessert: weil das primäre Munddach der Schildkröten, seine sog. sekundäre Choane, sein sog. Ductus nasopharyngeus morphologisch grundverschieden von den Zuständen der Säugetiere sind, so tut man besser daran, die Bezeichnung sekundärer Gaumen und Ductus nasopharyngeus für die Schildkröten zu verbieten. Dann braucht man auch nicht von zwei Arten des sekundären Gaumens zu sprechen, sondern könnte den Ausdruck allein für die Säugetiere reservieren und den Mangel einer dem sekundären Gaumen vergleichbaren Einrichtung bei Sauropsiden konstatieren. Denn das Ergebnis von Fuchs schließt sich ausgezeichnet an die Resultate von Hofmann und Sippel an, daß weder im Bau des Munddaches bei den Sauriern noch im Bau desselben bei den Vögeln wichtige Stilmerkmale des sekundären Gaumens der Säugetiere auftreten. Fuchs hat ein übereinstimmendes Urteil über das Munddach der Schildkröten gefällt und am Schluß seiner zweiten Abhandlung besonders betont: die Bildungen, die man bei Sauriern, Schlangen, Schildkröten einerseits, bei Krokodilen und Säugern andrerseits als sekundären Gaumen bezeichnete, sind von Grund aus verschieden. Man habe das gleiche Wort für gänzlich verschiedene Bildungen in der irrigen Annahme gebraucht, die fraglichen Bildungen seien einander gleich. Fuchs hat also die von Fleischmann und seinen Schülern für Saurier und Vögel eingehend begründete Ansicht auch für Schildkröten gültig erwiesen.

Darum ist es unverständlich, warum Fuchs bei der alten Nomenklatur stehen geblieben ist. Die von ihm angeführten Motive scheinen mir nicht ausschlaggebend. Er bezweifelt, daß man die für die Schildkröten eingebürgerten falschen Bezeichnungen kurzerhand ausrotten könne. Auch zeige das stark abgeänderte knöcherne Munddach der meisten Schildkröten sicherlich manche Ähnlichkeiten mit dem Gaumen der Säuger. Endlich halte er die Benennungen weniger belangreich, wenn nur die grundlegenden Unterschiede beider Gruppen

genügend betont würden. Am Schluß seiner zweiten Abhandlung schlug er aber doch statt »sekundärer Gaumen« der Schildkröten die Bezeichnung »Palatum vomeromaxillare« = gaumenartige Abänderung des primären Munddaches mit Beteiligung der Vomeres und Maxillaria (manchmal auch der Palatina), ev. auch Palatum primarium, und statt sekundäre Choanen die Bezeichnung: Choanae reliquae vor.

In einer zweiten Abhandlung beschäftigt sich H. Fuchs mit dem Bau des Munddaches der übrigen Reptilien (Rhynchocephalen, Saurier, Schlangen, Krokodile). Seine Darstellung steht sichtlich unter dem Einfluß der Ansichten von A. Fleischmann und seinen Schülern A. Beecker, O. Hofmann, W. Sippel. Denn Fuchs spricht nicht mehr von »Gaumenfortsätzen« oder den »Anfängen eines sekundären Gaumens«, sondern verbreitet sich ganz im Sinne von O. Hofmann und W. Sippel über die Beziehungen zwischen Mund- und Nasenhöhle und widmet den Nasenschläuchen eine besondere Aufmerksamkeit. In der nochmal aufgeworfenen Frage, ob es bei Reptilien Einrichtungen gebe, welche den weichen sekundären Gaumenfortsätzen der Säuger verglichen werden können, pflichtet er der Argumentation Hofmanns gegen Busch und Göppert bei, daß die freien, an die Choanenmündung grenzenden Enden des Anstieges der Kieferspange, für welche Fuchs den neuen Terminus »Choanenfalten« einführt, nicht als sekundäre Gaumenfortsätze gedeutet werden dürfen. Er wiederholt das Urteil Sippels, daß die Grenzleisten (Fuchs hat dafür den Ausdruck mediale Seitenfalten oder Seitenkanten gebraucht) den jungen Gaumenfortsätzen der Säuger homolog sind.

An einer späteren Stelle (3b S. 236) bemerkt er freilich, obwohl die Saurier nur die Vorstufen eines sekundären weichen Gaumens hätten, besäßen sie doch bereits Ansätze zu knöchernen Gaumenfortsätzen an den Maxillaria und Palatina, welche als Homologa zu den jungen, knöchernen Gaumenfortsätzen der Säuger zu betrachten seien.

Dann vertritt Fuchs eigenartige Gedanken über die Verhältnisse bei Schildkröten und Schlangen. Er setzt diese durchaus verschieden organisierten Reptiliengruppen in enge begriffliche Verbindung durch den Ausspruch, die Schlangen besäßen, was den Zusammenhang zwischen Nasen- und Mundhöhle betreffe, die größte Ähnlichkeit mit den Schildkröten. Ich kann dieser Ansicht nicht beistimmen, weil meine Modelle (Taf. VIII) das Gegenteil offenbaren, nämlich auch in der frühen Anlage des Munddaches Unterschiede so schroffer Art, wie man sie an den Köpfen erwachsener Schildkröten und Schlangen gewahrt. Fuchs jedoch behauptet die große Ähnlichkeit derselben während der embryonalen Zeit.

Der sog. sekundäre Gaumen in beiden Gruppen entstehe nicht durch Verwachsung von Gaumenfalten, sondern durch Verwachsung eines Teiles der Nasenschläuche, nämlich des vorderen und mittleren Teiles der absteigenden Choanengangschenkel und der Choanenspalten. Wie er durch drei schematische Figuren (3b S. 179 Fig. 6*a—c*) erläutert, soll bei *Lacerta* die Epithelwand im absteigenden Schenkel des Choanenganges oberhalb der Winkeltasche sich gegenseitig zusammenlegen und darauf eine ausgedehnte Verwachsung des Vomerpolsters mit den Oberkiefermassen stattfinden. Fuchs nahm also eine von Born vor fast 30 Jahren geäußerte Idee von neuem auf und glaubte einen Fortschritt unsrer Kenntnis herbeizuführen, indem er mit Born erklärte, der Verwachsung, welche zur Bildung des »sekundären Gaumens« der Schlangen und Schildkröten führe, gehe erst eine Veränderung der Nasenschläuche selbst

durch Austilgung des Lumens und des Epithels in einem bestimmten Abschnitt der absteigenden Schenkel voraus.

Ich habe bereits oben die Gründe dargelegt, aus welchen ich bestreiten muß, daß bei der Ringelnatter der absteigende Choanengangschenkel und die Choanenspalte verschlossen werden. Obwohl ich keine speziellen Untersuchungen über die Saurier angestellt habe, bezweifle ich die Richtigkeit der Angabe, daß eine Verwachsung des absteigenden Choanengangschenkels zu zwei Drittel stattfindet, hauptsächlich aus dem Grunde, weil Fuchs an der Hand einiger Schnitte aus der Serie eines älteren, kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Embryos unter Berufung auf G. Borns Autorität behauptet, hier habe eine Verwachsung zwischen Oberkiefer und Vomerpolster stattgefunden, wodurch der direkte Zugang der Nasenschläuche zu den Choanenspalten auf eine größere Strecke verlegt worden sei. Diese Behauptung ist bloß an einem schematisierten Beispiel, nicht an wirklichen Modellen erläutert.

Ebensowenig hat Fuchs die Verwachsung bei den Schildkröten und Schlangen bewiesen; er wiederholt nur die Bornsche Ansicht.

Fuchs hat auch über die Anfänge und die Entwicklung des Munddaches Mitteilungen gemacht. Er glaubte für den Zusammenhang zwischen Mund- und Nasenhöhle die verschiedenen Zustände in eine einheitliche, aufsteigende, vom Einfachen zum Komplizierten führende Entwicklungslinie bringen zu können (3b S. 214), deren phylogenetische Etappen durch *Hatteria*, die *Saurier*, *Varanus*, *Schlangen*, *Schildkröten* bezeichnet werden, während die von Busch und Göppert als wichtigste Zwischenform eingeschätzten *Scinkiden* eine Sonderstellung einnehmen.

Als Ausgangspunkt der Entwicklung stellte er sich ein primäres Munddach aller Amnioten vor, wie man es bei *Hatteria* findet, die nach seiner Ansicht auch im erwachsenen Zustand embryonale Verhältnisse von denkbar einfachster Form offenbare. Hier ist nur ein primitiver oder prämaxillarer Gaumen vorhanden mit den langen Sagittalschlitzen der primitiven Choanen. Diese beginnen unmittelbar hinter den Prämaxillaria und stehen weit getrennt durch das breite Vomerpolster. Zwischen ihren vordersten Enden liegt die Choanenpapille, zu ihren beiden Seiten die Ausführungsgänge der Jacobsonschen Organe.

Vom Stammteil der Nasenschläuche zieht der absteigende, überall wegsame Choanengangschenkel zur primitiven Choane. Letztere reichen über die ganze Länge des Choanengangs bzw. der Muschelzone, stehen an allen Stellen mit dem absteigenden Choanengangschenkel in offener Verbindung und sind ebensowenig wie der absteigende Choanengangschenkel irgendwo eingeengt noch verschlossen. Die Jacobsonschen Organe münden stets in das vorderste Ende der primitiven Choanen unmittelbar hinter dem caudalen Rand des primitiven Gaumens.

Das primäre Munddach wird vorne von dem primitiven Gaumen, seitlich von den Oberkiefermassen, in der Mitte oralwärts vom Nasenseptum, caudalwärts von der primitiven Rachendecke gebildet; es schließt eine tiefe Orbitonasalmulde ein. Der vordere Teil derselben, die Nasal- oder Vomermulde, entsteht, weil das Nasenseptum dorsal höher liegt als die Masse der Oberkieferfortsätze. Die Nasalmulde setzt sich ohne jegliche Grenze caudalwärts in die von den Oberkiefermassen begrenzte Orbitalmulde fort. Der mediale Teil der Orbitalmulde bildet eine schmale, sagittale, von den Palatopterygoidkanten begrenzte Interorbitalrinne.

Gegenüber dem einfachsten Zustand bei *Hatteria* weisen die Saurier manche bedeutungsvolle Neuerwerbung auf, vor allem den etwa zu zwei Drittel erfolgen-

den Verschluß der absteigenden Choanengangschenkel, hervorgerufen durch Verwachsung über den Choanenspalten, deren Ausdehnung ganz ungeschmälert bleibt; bloß ihre beiden vordersten Drittel erscheinen als Choanenrinnen zwischen Vomerpolster und Oberkiefern. Bei *Varanus* gehen auch die vorderen Teile der Choanenspalten zugrunde, so daß nur ihre hinteren Abschnitte erhalten bleiben.

Die Schlangen schließen sich an *Varanus* an. Ihre Ontogenese soll in nicht zu verkennender Weise die verschiedenen von den Sauriern her bekannten Etappen wiederholen. Die Austilgung der Choanenspalte in ihren vorderen Teilen sei wesentlich weiter gediehen. Die absteigenden Choanengangschenkel und die Choanenspalten seien zum allergrößten Teile verschlossen, so daß nur der allerhinterste Rest jeder Choane als sekundäre Choane erhalten bleibt. Ein kleiner Rest der primären Choane hinter dem primären Gaumen dauert, um den Ausführungsgang des Jacobsonschen Organs aufzunehmen. Dadurch werde das Munddach der Schlangen in die bisher als sekundärer Gaumen bezeichnete Modifikation abgeändert. Bei manchen Schlangen bilden auch die Prämaxillaria, Maxillaria und Vomeres eine dem sog. knöchernen sekundären Gaumen der Schildkröten entsprechende Knochenplatte. Der sekundäre Gaumen und die sekundäre Choane der Schlangen sind den gleichnamigen Gebilden der Säuger nicht homolog und haben mit ihnen nichts zu tun.

Die gleiche Abänderung hat Fuchs für die Schildkröten beschrieben. Sie zeigen im Zusammenhange zwischen Nasen- und Mundhöhle die größte Ähnlichkeit mit den Schlangen sowohl in den Weichteilen wie in den Knochen; nur fehlt ihnen mit dem Jacobsonschen Organe auch der vordere Rest der primitiven Choane. Bei Schlangen und Schildkröten liegen also zwei parallele, einander gleiche, aber völlig unabhängig voneinander entstandene Entwicklungsreihen vor. Die Schildkröten haben diese Verhältnisse von Anfang an selbständig entwickelt, die Schlangen aber mögen die ersten Anfänge bereits von ihren saurierartigen Vorfahren übernommen haben.

Bei den Schlangen und Schildkröten soll, wie H. Fuchs mit O. Seydel behauptet, das primäre Munddach durch eine bedeutende Abwärtswanderung des Vomerpolsters abgeändert werden, was durch das starke Vorspringen nach unten besonders auffalle. Ich habe aber an meinen Modellen nicht gesehen, daß das Nasenseptum in beiden Gruppen heraustritt und einen Teil der Nasalmulde verschwinden macht. Im Gegenteil zeigen die Längsschnitte (Taf. IX, Fig. 13—16), daß die schräg gestellte Zone des künftigen Vomerfeldes sich mehr horizontal einstellt und daß von einer Senkung nicht die Rede sein kann.

Ebensowenig lassen sich die embryonalen Stadien des Munddaches der Ringelnatter (Taf. VIII, Fig. 1, 3—5, 8) als Wiederholung der verschiedenen Zustände der Saurier deuten und die große Ähnlichkeit zwischen den Schlangen und Schildkröten scheint mir nach meinen Modellen durchaus zu fehlen.

Daher glaube ich, daß die Behauptungen von Fuchs nach keiner Richtung den wirklichen Tatsachen entsprechen und darum unannehmbar sind.

Das Munddach der Krokodile unterscheidet sich sowohl vom Munddache aller anderen Reptilien als auch der Säugetiere. Während der Zusammenhang zwischen Mund- und Nasenhöhle bei *Hatteria*, den Sauriern, Schlangen, Schildkröten dauernd durch die primitiven Choanen in ganzer oder beschränkter Ausdehnung vermittelt wird, besitzen die sekundären Choanen der Krokodile keine genetische Beziehung zu den primitiven Choanen und deshalb einen andern morphologischen Wert als die sog. sekundären

Choanen der Schildkröten und Schlangen. Die definitive Mund- und Nasenhöhle, sowie das definitive Munddach der Krokodile sind Bildungen eigener Art.

Denn die Krokodile entwickeln ein vollkommen neues Munddach unter Abtrennung eines Teiles der primitiven Mundhöhle als Ductus nasopharyngeus. Derselbe kommt zur Nasenhöhle hinzu, vergrößert sie zur sekundären Nasenhöhle und verkleinert zugleich die Mundhöhle zur sekundären Mundhöhle, welche ein neues knöchernes Dach erhält.

Die Entwicklungsvorgänge, welche diese Neuerung herbeiführen, hat Fuchs wegen Mangels an Material nicht eingehend verfolgen können. Auch über das Verhältnis der primitiven Choanen, auf welches er sein besonderes Augenmerk richtete, konnte er nichts Sicheres ausmachen und er beklagte lebhaft die wesentlichen Lücken seiner Untersuchung. Wie er in dem Kapitel über die Schlangen den Gedanken Borns gefolgt ist, so schließt er sich für die Krokodile der »überzeugenden Darstellung« von Voeltzkow an, daß in der Nasen- und Augengegend von den medialen Kieferseiten zwei Platten medianwärts vorwachsen und nach Verschmelzung die Mundhöhle in den Ductus nasopharyngeus und die sekundäre Mundhöhle zerlegen. Der Ductus nasopharyngeus wird, wie Fuchs meint, unpaarig angelegt und später erst paarig durch Bildung einer lotrechten Scheidewand zwischen seiner rechten und linken Hälfte. Nur der vorderste kleine Teil des Ductus, der sich an die Muschelzone anschließt, entstehe als paariger Gang. Fuchs konnte zwar seine Bildung nicht direkt beobachten, glaubte aber mit Wahrscheinlichkeit folgendes Gesamtbild derselben entwerfen zu können: Im Gebiete der primitiven Choane sollen sich die Gaumenfortsätze medianwärts in den dorsalen Teil der Orbitonasalmulde einschieben. Aber ehe sie sich median treffen, sollen ihre freien Ränder nach oben mit dem Nasenseptum verwachsen. Fuchs läßt die Frage offen, wie das alles geschieht. Wenn es jedoch so wäre, würden zwei Teile aus dem dorsalen Abschnitt der Orbitonasalmulde herausgeschnitten, welche die primitiven Choanen aufnehmen und mit den Muschelzonen zusammenhängen. Hinter dem caudalen Ende der primitiven Choanen sollen auf einmal die freien Ränder der Gaumenfortsätze nicht mehr mit dem Nasenseptum verwachsen, sondern einander selbst entgegenstreben. Alles das erschließt Fuchs aus einer Serie durch einen jüngeren Embryo von *Crocodilus madagascariensis* mit beginnender Entwicklung des Knorpelskelets (3b, Taf. VIII, Fig. 49—53). Er verweist wie in früheren Fällen wieder auf zwei Schnittbilder (3b, Taf. VIII Fig. 49—50) und behauptet, daß die Gaumenfortsätze mit dem Nasenseptum verwachsen seien. Ich kann mich nicht davon überzeugen, daß die Schnittbilder gerade so gedeutet werden müssen; doch unterdrücke ich jede Kritik, weil ich keine Krokodilembryonen untersucht habe. Wie Fuchs betont, hat die von ihm angenommene Verwachsung der Gaumenfortsätze und des Nasenseptums nichts mit der für Saurier, Schlangen, Schildkröten behaupteten Verwachsung zwischen den Oberkiefermassen und dem Vomerpolster gemeinsam; denn bei diesen erfolge sie auf Kosten gewisser Teile des Nasenschlauches, während bei den Krokodilen zwei kurze Gänge aus der Mundhöhle herausgetrennt und zur Nasenhöhle hinzugefügt würden.

Die schmale tiefe Rinne zwischen den verwachsenden Gaumenfortsätzen werde später vollständig ausgemerzt, weil die Gaumenfortsätze median verschmelzen. Die Ausmündung des in der Entwicklung begriffenen Ductus nasopharyngeus werde caudalwärts verschoben durch Verschmelzung der Gaumenfortsätze und später der benachbarten Teile der Oberkiefermassen.

Die Gaumenfortsätze der Krokodile unterscheiden sich von den Gaumen-

fortsätzen der Säugetiere, weil sie nicht erst abwärts wachsen, sondern von vornherein direkt medianwärts gerichtet seien. Ihre Vorstufen glaubt er in den Choanenfalten und Palatopterygoidkanten der Rhynchocephalen und Saurier zu erkennen. Die Choanenfalten gehen zwar nicht direkt in die Palatopterygoidkanten über. Doch schwinde die Schwierigkeit, wenn man sich vorstelle, daß bei den Vorfahren der Krokodile die Choanenfalten sich durch etwas abgeänderte Wachstumsrichtung mit den Palatopterygoidkanten vereinigten.

Die Ähnlichkeiten zwischen den Krokodilen und Säugetieren kennzeichnet Fuchs in folgender Weise: Bei den Krokodilen und Säugern wird die primäre Mundhöhle längs der Orbital- und Nasalgegend in zwei Abschnitte zerlegt, und zwar geht nur der dorsale Abschnitt der Orbitonasalmulde in dem Ductus nasopharyngeus auf. Der ventrale Abschnitt wird hier wie dort unterdrückt. Bei den Säugern füllen die weichen Gaumenfortsätze durch ihre Verwachsung den Raum des ventralen Muldenabschnittes aus. Bei den Krokodilen verschmelzen nach Verwachsung der weichen Gaumenfortsätze abwärts davon auch noch die Oberkiefermassen miteinander. Durch diesen verschiedenen Vorgang wird aber das eine Gemeinsame erreicht, daß die ganze Orbitonasalmulde aus der definitiven Mundhöhle ausscheidet und soweit sie nicht zum Ductus wird, unterdrückt wird. In beiden Gruppen ermangelt also die definitive sekundäre Mundhöhle genau des gleichen Teiles der primären Mundhöhle. Infolgedessen ist auch der Rest der primitiven Mundhöhle, die sekundäre Mundhöhle, in beiden Gruppen gleich. Die sekundären Mundhöhlen der Säuger und Krokodile sind einander homolog im Hinblick auf die primäre Mundhöhle, aber nicht homolog im Hinblick auf die Art, wie sie aus der primären Mundhöhle gebildet werden. Daher unterscheidet Fuchs die zwei genetisch verschiedenen Arten des sekundären Munddaches oder des Tegmen oris secundarium sive Palatum secundarium sive Palatum palatinomaxillare, nämlich das Tegmen oris secundarium Crocodilium und das Tegmen oris secundarium Mammalium.

An verschiedenen Stellen des Berichts über die Untersuchungen von H. Fuchs habe ich meine kritischen Bedenken eingeflochten und dadurch ausgedrückt, in welch ungünstigem Verhältnis nach meiner Ansicht die theoretischen Kombinationen seine exakten Beobachtungen überwiegen. Besonders seine Angaben über die Verwachsung des absteigenden Choanengangschenkels bei Sauriern und Schlangen, sowie die Angaben über die Einengung der primitiven Choane bei Schlangen und Schildkröten lassen sich mit meinen Beobachtungen und Modellen nicht vereinen. Daher scheint mir auch die Ableitung des Munddaches der Saurier, Schlangen, Schildkröten von einer gemeinsamen Urform, welche wie *Hatteria* ausgesehen haben soll, sachlich verfehlt. Die Vergleiche, welche Fuchs zwischen den Säugetieren und Krokodilen zieht, werden sich erst nach dem Erscheinen der im hiesigen Institut eben vollendeten Untersuchung von H. Pohlmann kritisieren lassen.

Literaturverzeichnis.

1a) Born, G. Die Entstehung des Tränenkanals und das Jacobsonsche Organ der Amnioten. 55. Jahresber. der schlesisch. Gesellsch. für vaterländische Kultur. 1878.

b) —— Die Nasenhöhlen und der Tränennasengang der amnioten Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.

c) —— Fortsetzung III. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1883.

2. Busch, K., Beitrag zur Kenntnis der Gaumenbildung bei den Reptilien. Zool. Jahrb., Abteil. f. Anat. Bd. XI. 1898.

3a) Fuchs, H. Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Gaumenbildungen bei den Wirbeltieren. Erste Mitteilung: Über den Gaumen der Schildkröten und seine Entwicklungsgeschichte. Zeitschr. f. Morphol. Anthropolog. Stuttgart. Bd. X. 1907.

b) —— Zweite Mitteilung; Über das Munddach der Rhynchocephalen Saurier, Schlangen, Krokodile und Säuger. Zeitschr. f. Morphol. Anthropol. Stuttgart. Bd. XI. 1908.

4. Gegenbaur, C. Grundriß der vergleichenden Anatomie. 1878.

5a) Göppert, E. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. R. Semons Zool. Forschungsreisen III. Bd. II. 1: Denkschr. d. med. nat. Gesellschaft. Jena. Bd. VI. 1. Teil. 1897—1901.

b) —— Die Bedeutung der Zunge für den sekundären Gaumen und den Ductus nasopharyngeus. Morphol. Jahrb. Bd. XXXI. 1903.

6. Hofmann, O. Das Munddach der Saurier. Morphol. Jahrb. Bd. XXXIII. 1905.

7. Keibel, Fr. Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes (Oberlippe) bei Vertebraten Anat. Anzeiger. Bd. VIII. 1893.

8. v. Mihalkovics, Victor, Nasenhöhle und Jacobsonsches Organ. Anat. Hefte. Bd. XI. 1899.

9a) Seydel, O. Über die Nasenhöhle und das Jacobsonsche Organ der Land- und Sumpfschildkröte. Festschr. f. Gegenbaur. 1896.

b) —— Über Entwicklungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorganes und des Gaumens der Wirbeltiere. R. Semons Zool. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Bd. III. Denkschr. der med. naturwissenschaftl. Gesellschaft. Jena. Bd. VI. 1899.

10. Sippel, W. Das Munddach der Vögel und Saurier. Morphol. Jahrb. Bd. XXXVII. 1907.

11a) Voeltzkow, A. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von Crocodilus madagascariensis. Abhandlungen Senckenberg. naturf. Ges. Bd. XXVI. 1902.

b) —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. VI. Gesichtsbildung und Entwicklung der äußeren Körperform bei Chelone imbricata Schweig. Abhandl. Senckenberg. naturf. Ges. Bd. XXVII. 1903.

12. Wiedersheim, R. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Buchstabenbezeichnung.

ag äußerer Gebißwulst.
an äußeres Nasenloch.
b Furche an der Seitenwand des Nasenschlauches von *Chrysemys marginata*.
br Brücke zwischen dem äußeren Nasenloch und der Choane.
ch Choane.
chg Choanengang.
chw choanale Wand.

dd Definierebene.
e Epiphyse.
f medianer First des Munddaches.
h Hypophyse.
i JACOBSONsches Organ oder Mündung desselben.
ig innerer Gebißwulst.
l Larynx.
lw Lateralwand.
mh Mittelhöcker.
mr Mittelraum.
n Nasenschlauch.
nf Nasenfurche.
o Auge.
oe Ösophagus.
ol Oberlippe.
ow Orbitalgewölbe.
p höchster Punkt des Mittelraumes.
pf Mittelpfeiler.
r Hohlrinne.
rs Rachenseptum.
rw Rachenwand.
sa Sakter.
sl Starrlippe.
sn Seitennische.
t Luftröhre.
ul Unterlippe.
vf Vomerfeld.
w Grenzwulst des Mittelraumes gegen die Seitennische.
z Zunge.
zl Zahnleiste.
zt Zungentasche.

Die zu dieser Abhandlung gehörigen Tafeln finden sich im Morpholog. Jahrbuch Bd. XLI, Heft 3.

LEBENSLAUF.

Ich bin geboren am 15. Februar 1886 prot. Konfession als der Sohn des Fabrikbesitzers JEAN THÄTER und seiner Ehefrau DORIS, geb. SAUERNHEIMER. Im Jahre 1892 kam ich in die Lateinvorschule des k. alten Gymnasiums zu Nürnberg, das ich auch im Jahre 1905 absolvierte. Im Winter-Semester 1905/1906 bezog ich die Universität Erlangen, um mich dem Studium der Mathematik zu widmen, das ich aber bereits im Sommer-Semester 1906 mit dem der beschreibenden Naturwissenschaften vertauschte. Meine 4 ersten Semester verbrachte ich in Erlangen. Im Winter-Semester 1907/1908 setzte ich meine Studien in Würzburg fort, kehrte aber bereits im Sommer-Semester 1908 wieder nach Erlangen zurück. Im Oktober 1909 bestand ich das Lehramtsexamen für beschreibende Naturwissenschaften.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.